

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra zoologie



Neofobie, neofilie a potravní konzervatismus u ptáků
Neophobia, neophilia, and dietary conservatism in birds

Bakalářská práce

Eliška Beranová
Školitel: Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.
Konzultant: Mgr. Dana Ježová
Praha 2010

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala svojí školitelce Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. a konzultantce Mgr. Daně Ježové za jejich vstřícnost, trpělivost a cenné rady při sepisování této práce. Poděkování patří Michalovi, že mě naučil dívat se na ptáky jinak a Ondrovi za jeho ohromnou podporu.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně a uvedla všechny prameny a použitou literaturu.

Abstrakt

Neofobie a neofilie jsou dva významné procesy projevující se v reakcích ptáků na nové podněty. Tyto reakce jsou často velmi variabilní v závislosti na konkrétním typu nového podnětu. Rozdílná míra neofobie či neofilie umožňují ptákům vypořádat se s potenciálními riziky či výhodami, které plynou ze setkání s novým podnětem. Ptáci se mohou v reakcích na nové podněty lišit jak na mezidruhové tak na vnitrodruhové úrovni. Mezi druhy může variabilita v míře neofobie/neofilie souviset s jejich potravní strategií nebo celkovým způsobem života. U jednotlivých ptáků neofobie/neofilie souvisí např. s pohlavím, věkem, osobností.

Na počáteční potravní neofobii může navazovat dlouhodobější odmítání nové potravy - potravní konzervatismus, opět mezidruhově i vnitrodruhově velmi variabilní proces.

Klíčová slova: neofobie, neofilie, potravní konzervatismus, nový podnět, nový předmět, nová potrava

Abstract

Birds' reactions towards novelty are demonstrated by two significant processes - neophobia and neophilia. These reactions often vary according to specific type of novel stimulus. Differences in levels of neophobia and neophilia enable birds to deal with potential costs and benefits arising from encountering a novel stimulus. Reactions towards novelty in birds may vary between different species as well as within them. In between species variability in levels of neophobia/neophilia may be related to dietary strategy and lifestyle. Differences in neophobia/neophilia of an individual bird may be related to sex, age, and personality.

Long-term avoidance of novel food - dietary conservatism may follow the initial food neophobia. Again it varies a lot between species as well as within them.

Key words: neophobia, neophilia, dietary conservatism, novel stimulus, novel object, novel food

OBSAH

1. Úvod	1
2. Teoretický úvod ke studiu neofobie a neofilie	2
2.1. Definice pojmů	2
2.2. Potenciální vztah mezi neofobií a neofilií	3
3. Způsoby studia neofobie a neofilie.....	4
3.1. Testování neofobie	5
3.2. Experimentální prostředí pro testování neofobie	7
3.3. Testování neofilie	10
4. Mezidruhová variabilita	11
4.1. Potravní strategie	11
4.2. Migrace a invazivita	13
4.3. Prostředí	15
5. Vnitrodruhová variabilita	16
5.1. Pohlaví.....	16
5.2. Věk	17
5.3. Personalita	18
5.4. Vliv chování jiných jedinců na chování jednotlivce	20
6. Rozdíly v míře neofobie/neofilie v závislosti na kontextu.....	22
6.1. Vlastnosti nového podnětu a jejich vliv na reakci jedince	22
6.2. Reakce na novou potravu a nové prostředí v souvislosti s personalitou jedince	25
6.3. Reakce na novou potravu a nové prostředí v souvislosti se sociálním postavením jedince	26
6.4. Konzistence reakcí na různé typy nových podnětů	26
7. Neofobie a potravní konzervatismus	27
7.1. Testování neofobie a potravního konzervatismu	27
7.2. Deaktivace neofobie	29
7.3. Reaktivace neofobie a potravního konzervatismu	29
7.4. Genetický podklad pro reakce potravního konzervatismu a individuální variabilita....	30
7.5. Vlivy a uplatnění potravního konzervatismu	30
7.6. Komplexita potravního konzervatismu	32
7.7. Jak odlišit neofobii a potravní konzervatismus	33
8. Závěr	33
9. Použitá literatura.....	34

1. Úvod

Každé zvíře musí být schopné pohotově reagovat na různé podněty, se kterými se ve svém přirozeném prostředí pravidelně setkává. Zvláště důležité je to v situacích, kdy jsou tyto podněty nové a jedinec s nimi přichází do kontaktu poprvé.

Všichni obratlovci klasifikují složky okolního prostředí způsobem „nový“ versus „známý“. Způsobů, jak bude jedinec na nový podnět reagovat, existuje několik. Může se např. k novému předmětu ochotně a rychle přiblížit, ignorovat jej nebo se mu naopak ze strachu vyhýbat. Intenzita této reakce bývá obvykle značně variabilní (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

Nových podnětů existuje velmi široké spektrum. Od novinek v potravní ekologii (vzhled nové potenciální kořisti, výskyt jednotlivých druhů ovoce podle ročního období) (Gamberale-Stille & Tullberg, 2001; Lafleur et al., 2007), přes odlišnosti různých lokalit v souvislosti se sezónní migrací a rozptylem jednotlivých populací (Greenberg 1984; Mettke-Hofmann, 2005a; Martin & Fitzgerald, 2005) až po změny v prostředí navozené činností člověka (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Rovněž reakce na nový podnět mohou být velmi variabilní a lišit se jak na mezidruhové (taxony, prostředí, způsob života), tak na vnitrodruhové (personalita, věk, pohlaví, hierarchické postavení v sociální skupině) úrovni.

U ptáků se vliv jednotlivých vlastností nového podnětu na reakce jedince sleduje v různých souvislostech. Například v souvislosti s potravní strategií (Greenberg, 1983; 1990; Webster & Lefebvre, 2000; Mettke-Hofmann, 2002; Echeverria & Vassallo, 2008), s mírou vrozené averze vůči aposematické kořisti (Lindström et al., 1999; Exnerová et al., 2010), se schopností jedince přizpůsobit své chování chování jiných jedinců (na základě možnosti sledovat jejich reakci na nový podnět) (Sherwin et al., 2001; Stöwe et al., 2006; Dally et al., 2008). Dále také s ochotou migrujících druhů ptáků zkoumat nové prostředí a vyhledávat v něm nové zdroje potravy (Mettke-Hofmann et al., 2009) či v souvislosti s evolucí chování ve vztahu k ekologické plasticitě (Greenberg, 1990; Mettke-Hofmann et al., 2005a; 2005b; Martin & Fitzgerald, 2005; Mettke-Hofmann, 2007a).

Ve své práci bych ráda shrnula výsledky různých pokusů zkoumajících reakce ptáků na nové podněty, a to s ohledem na porovnání neofobie, neofilie a potravního konzervatismu v rámci rozdílů mezi jednotlivými ptačími druhy a mezi individuálním chováním jednotlivců na vnitrodruhové úrovni; jestli je neofobie spíše konzistentní pro různé typy podnětů a situací anebo specifická pro určitý kontext. Nakonec bych chtěla popsat současný pohled na rozdíly mezi neofobií a potravním konzervatismem.

2. Teoretický úvod ke studiu neofobie a neofilie

2.1. Definice pojmů

Kontakt s novým podnětem obecně vyvolává u ptáků odlišné reakce (Greenberg, 1990a). Jejich průběh a intenzita jsou ovlivněny mnohými faktory (Echeverria & Vassallo, 2008) a nejčastěji jsou popisovány pomocí pojmů neofobie, neofilie a někdy i explorační chování.

Neofobie je ve většině případů definována jako vyhýbání se předmětu nebo jinému aspektu prostředí výhradně proto, že se s ním jedinec nikdy předtím nesetkal a že se výrazně odlišuje od toho, s čím byl konfrontován ve své minulosti. Toto pojetí souvisí s projevy strachu, a to jak fyziologickými tak behaviorálními (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Zvíře váhá s přiblížením se k novému předmětu, přičemž toto zdráhání může u různých jedinců trvat různě dlouho (Marples et al., 2007). Obecně se však odhaduje, že tato reakce má pouze krátkodobý efekt (např. potravní neofobie je obvykle záležitostí několika desítek minut), tudíž její účinek je přechodný a tento stav překonatelný (Marples & Kelly, 1999).

Důsledek neofobie je u ptáků nejvíce zkoumán hlavně v souvislosti s ochotou ptačího predátora začít konzumovat nové složky potravy (Marples et al., 1998) nebo též obecněji, s vůlí riskovat a úmyslně vyhledávat nové situace (Mettke-Hofmann et al., 2009). Převládá představa, že potenciální riziko, které přináší obývání nějakého konkrétního habitatu, ovlivní míru neofobie, příp. explorační zkoumaného ptačího druhu (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Druhy, žijící v prostředí s vyšší pravděpodobností výskytu nevhodné potravy budou podle této představy méně explorativní a neofobičtější než ptáci oblastí s hojností stravitelné a neškodné potravy. Obdobně se pravděpodobně budou chovat i jedinci v situaci, kdy jsou vystaveni vyššímu predančnímu riziku. Měly by prokazovat sníženou ochotu zkoumat změny ve svém okolním prostředí. V tomto případě může neofobie fungovat jako určitý obranný mechanismus. Na druhé straně však představuje i jisté omezení, protože jedinec odmítající přijmout novou potravu zůstává striktně závislý na dostupnosti známého zdroje potravy (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

Opačným fenoménem k neofobii je neofilie, nápadná ochota zkoumat nové předměty nebo prostředí (společně nové podněty), vyvolaná právě skutečností, že jedinec s nimi nikdy předtím do styku nepřišel (Mettke-Hofmann, 2007a). Nejvíce a nejčastěji se projevuje u mladých ptáků, kteří projevují výraznější sklony přiblížit se k novému předmětu a různě jím manipulovat (Vince, 1960; Marchetti & Prince, 1989 ex. Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Míra neofilie je většinou kontextuálně specifická a značně závisí na konkrétní situaci. Často se liší i mezi blízkými příbuznými druhy na základě jejich ekologické či migrační strategie (Mettke-Hofmann, 2007a).

Termínem potravní konzervatismus se označuje fenomén, kdy predátor projevuje dlouhodobě trvající neochotu a váhání zařadit novou složku potravy do svého jídelníčku, i když tato může být plně jedlá a neškodná. Může trvat několik týdnů či měsíců (Marples et al., 2005), ale také po celý život (Marples et al., 2007). Tento projev chování je mezidruhově (Kelly & Marples, 2004) i vnitrodruhově (Marples et al., 1998) velmi variabilní. Potravní konzervatismus je často popisovaný také jako druhotná reakce na novou potravu, která má určitý genetický podklad (Marples & Brakefield, 1995). Umožňuje rozdělit jedince v rámci populace na ty, kteří zkonzumují novou potravu hned a pravidelně tuto činnost opakují, a ty kteří s tím velmi dlouho váhají. Oproti potravní neofobii není potravní konzervatismus založený pouze na strachu z nové potravy, ale spíše na neochotě zařadit novou složku do každodenní potravy, obohatit a rozšířit tak svůj běžný jídelníček (Marples et al., 2007). Potravní konzervatismus může mít významný vliv na evoluci aposematismu, zejména na udržení rovnováhy mezi kryptickými a nově vzniklými aposematicky zbarvenými formami např. hmyzí kořisti. Ukázaly to pokusy s více druhy ptáků, kteří prokazovali značnou opatrnost v reakcích na novou aposematicky zbarvenou kořist (Marples et al., 1998; Marples et al., 2005; Exnerová et al., 2003; 2007; Svádová et al., 2009). Díky reakci konzervativního predátora, který odmítá nově vzniklé formy kořisti pravidelně konzumovat, mohou se tyto formy určitou dobu šířit a přetrvávat (Marples et al., 2005).

Dále je v souvislosti s neofobií a neofilií nutné zmínit i definici termínu explorační chování. Tento termín označuje chování, kdy zvíře vyhledává a aktivně zkoumá nové podněty za absence nutnosti uspokojit jakoukoliv fyziologickou potřebu (Barrows, 2001). Jak z uvedené definice vyplývá, explorační chování se také, stejně jako neofobie a neofilie, podílí na výsledné reakci jedince na nový podnět a nelze ho při hodnocení této reakce zanedbat.



2.2. Potenciální vztah mezi neofobií a neofilií

Neofobie a neofilie jsou pravděpodobně dva nezávislé procesy vyvolávající opačné odpovědi na míru „novosti“, kterou nový předmět nebo prostředí pro zvíře představuje (Reader & Laland, 2003). Přítomnost nového předmětu může v jedinci vyvolat buď to strach způsobující, že jedinec se zachová neofobicky (tj. k předmětu se nepřiblíží), nebo naopak zvědavost (jedinec bude neofilní a k předmětu se ochotně přiblíží). Tyto jednotlivé procesy se vzájemně spolupodílí na celkové reakci jedince na nový podnět. Míru jejich vlivu na celkovou reakci popisují Greenberg a Mettke-Hofmann (2001) tzv. dvoufaktorovým modelem. Tento model předkládá, že neofobie a neofilie vznikají a působí současně. Se stoupající mírou novosti podnětu, kterou předmět pro zkoumaného jedince představuje, stoupá i zvědavost a explorační motivace (neboli neofilie) až do momentu, kdy se tyto projevy změní v strach (neofobii) a následný ústup. Ve

chvíli, kdy tato změna nastane, se jedinec pokusí přiblížit, ale zároveň ihned ustupuje. Tato reakce se u jednotlivců liší různou mírou nerozhodnosti (Hughes, 1997; Hogan, 1965, Thorpe 1956 ex. Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Záleží pak na míře novosti podnětu, jaká reakce ve výsledném projevu nakonec převládne (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

V rámci dvoufaktorového modelu navrhli Greenberg a Mettke-Hofmann (2001) jednoduchou matici popisující hypotetický vztah mezi neofobií a neofilií. Matice je členěna podle dvou faktorů. Těmi jsou potenciální nebezpečí a potenciální výhody plynoucí ze setkání s novým podnětem (Obr. 1).

Obr. 1 Jednoduchý maticový model podle Greenberg a Mettke-Hofmann (2001)

	 Potenciální výhody	
 Potenciální nebezpečí	nízká neofobie nízká neofilie <i>(např. holubi)</i>	nízká neofobie vysoká neofilie <i>(např. ostrovní druhy)</i>
	vysoká neofilie nízká neofobie <i>(např. tropické druhy)</i>	vysoká neofobie vysoká neofilie <i>(např. krkavcovití a někteří papoušci)</i>

Předpokládejme, že jsou potenciální výhody i potenciální nebezpečí vyplývající z nové situace vysoké. Pak se podle tohoto modelu uplatní vysoká míra neofobie a neofilie najednou. To vyústí do značné nerozhodnosti, jestli se k novému předmětu přiblížit či nikoliv (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Tyto projevy chování byly zaznamenány zejména u taxonů s nejvyšší mírou inovace, jako jsou krkavcovití ptáci či papoušci. Greenberg se domnívá, že aby tyto druhy v přírodě přežily, jsou závislé na prozkoumávání nových situací. Avšak před potenciálním nebezpečím spojeným s novými podněty se chrání značnou mírou strachu a vzrušení (Reader & Laland, 2003).

3. Způsoby studia neofobie a neofilie

Experimenty, které studují reakce na nové podněty, se výrazně liší v závislosti na konkrétním stimulu nebo přítomném novém předmětu. Může se zdát, že použitím umělých a pro výskyt ve volné přírodě nepřírodných předmětů jako např. barevné korálky nebo umělá zelená velikonoční tráva, není možné sledovat a správně pochopit příslušné adaptace na nové situace vytvořené v reálním světě (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Nicméně při testování neofobie jde právě o to, aby reakce, kterou jakýkoliv nový předmět vyvolá, byla reakcí na

skutečnost, že tento předmět je pro jedince nový. Shodná odpověď na širokou škálu nových předmětů tedy dodává výsledkům větší důvěryhodnost a pochybnosti o konfliktu reakce na přirozený versus umělý předmět jsou zcela zbytečné. Z toho důvodu je při studiu celkové reakce na nové podněty přímo nutné použít co nejširší spektrum neznámých předmětů (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

Současně je nutné vzít v úvahu, že výsledná reakce na nové podněty je ovlivněna komplexitou daného stimulu. Mnoho studií dokládá, že na výsledné odpovědi jedince se vzájemně podílejí konkrétní vlastnosti nového podnětu (předmětu nebo potravy) jako např. barva (její intenzita, nebo barevný vzor) (Roper & Cook, 1989; Marples & Brakefield, 1995; Marples & Roper, 1996; Lindström et al., 1999; Marples et al.; 1998; 2007), velikost (Marples, 1993), tvar, pach (Rowe & Guilford, 1996; Kelly & Marples, 2004), povrchová struktura (drsný, hladký, chlupatý, s ostny, aj.) (Greenberg, 1983).

3.1. Testování neofobie

Odpověď na nový podnět může být někdy u dospělých ptáků zdánlivě pasivní. Pták si od něj udržuje určitý odstup a není možné pozorovat žádný konkrétní projev chování. Bez sledování fyziologických změn by tedy nebylo možné vliv nového podnětu na jedince v této situaci zhodnotit. Byly však zavedené experimentální metody, které umožňují reakce na nový podnět u ptáků sledovat (Reader & Laland, 2003). Je to např. sledování reakcí na novou potravu, nebo na známou potravu v přítomnosti nového předmětu, poté, co pták nějakou dobu hladověl a je nucen tuto potřebu uspokojit (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

Díky tomu lze také oddělit relativní podíl neofobie a neofilie na specifické odpovědi (např. míře váhání přiblížit se k novému předmětu) testovaného jedince. Pták se nejdříve nechá vyhladovět a pak je mu poskytnuta známá potravina za přítomnosti nového předmětu. Samotná neofilní explorace bude v tomto momentě relativně slabým zdrojem motivace pro zkoumání nového předmětu, protože bude potlačena hladem a silnou motivací ke krmení. Greenberg a Mettke-Hofmann (2001) předpokládají, že doba potřebná k přiblížení se ptáka k potravě, velkou mírou odráží okamžik, kdy hlad přemůže neofobii. Doba, za kterou se pták přiblíží k nové potravě, tedy slouží jako proměnná určující intenzitu neofobie (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

3.1.1. Testování neofobie s novým předmětem

Neofobii lze testovat tak, že se vedle známé potravy umístí nový předmět, a měří se doba, za jakou se jedinec k známé potravě přiblíží a začne jí konzumovat (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Tyto výsledky se pak porovnávají s chováním jedince v situaci, kdy nový

předmět nebyl v blízkosti potravy přítomen (Greenberg, 1983; 1984; Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

Škála předmětů použitých v jednotlivých pokusech je velmi široká. Od kusu látky, barevné stuhy, sponek na papír, klubko barevného papíru (Webster & Lefebvre, 2001; Echeverria & Vassallo, 2008) přes provázky, zrcátko, pozlátka (Coleman & Mellgren, 1994), až po různé umělohmotné hračky (autíčko, ještěrka, kuřátko, růžový panter) (Verbeek et al. 1994; Fox & Millam, 2004), tužkovou baterku či uklízeč mop (Verbeek et al. 1994; Mettke-Hofmann, 2005a). I nové krmítko, ve kterém je poskytnuta známá potrava plní funkci nového předmětu (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001; Martin & Fitzgerald, 2005).

3.1.2. Testování neofobie s novou potravou

Při zkoumání neofobie se intenzita odmítavé reakce často testuje také s novou potravou (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Nejdříve je testovaný jedinec naučen konzumovat pouze známou potravu (tzv. „trénovací“, která je velmi podobná běžné potravě jedince) (Jones, 1986; Kelly & Marples, 2004; Marples et al., 2007). Před samotným začátkem testování se jedinci tato potrava sebere a pták je určitou dobu (někdy přes noc, jindy několik hodin) ponechán bez přístupu k jakékoliv potravě (Schlenoff, 1984; Forsman & Merilaita, 1999; Mettke-Hofmann et al., 2002; Boogert et al., 2006). Poté je mu do klece na určitý čas vložena nová „testovací“ potrava (Mettke-Hofmann et al., 2002; 2005a). Nejčastěji se měří doba, za jakou se jedinec k nové potravě přiblíží a začne jí konzumovat, ale také jak dlouho krmení trvá, příp. kolikrát se jedinec pokusí přiblížit předtím, než začne konzumaci (Jones, 1986; Mettke-Hofmann et al., 2005a). Někteří autoři nerozlišují, jestli jedinec s novou potravou pouze manipuloval nebo jí přímo konzumoval a obě tato chování považují za překonání neofobie (např. Schlenoff, 1984).

Kromě výše uvedeného se neofobie zkoumá také v souvislosti s preferencí známé potravy a následného vyhýbání se potravě nové. Tyto dva druhy potravy jsou testovanému jedinci nabídnuty současně. Sleduje se, jaké množství známé a nové potravy jedinec na určitý čas zkonzumoval (Marples et al., 1998; 2007; Dally et al., 2008).

Je výhodnější neofobii zkoumat v přítomnosti nového předmětu než s novou potravou. Když totiž použijeme pro studium neofobie novou potravu, lze pouze těžko rozlišit, jestli se jí pták vyhýbá kvůli neofobii, kterou u něj vyvolává nebo spíš kvůli tomu, že na základě jiné barvy či tvaru jí vůbec neidentifikuje jako potravu (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

Kromě měření doby, za jakou se jedinec přiblíží k nové potravě či k známé potravě v přítomnosti nového předmětu, se někdy sledují i změny fyziologických parametrů, jako jsou tep a hladina cirkulujících kortikosteroidů (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

3.1.3. Testování neofobie v novém prostředí

Neofobii lze testovat i jako reakci na nové prostředí. Jedinec, kterého chceme testovat, se opět nechá vyhladovět a poté je přemístěn ze své domácí klece do testovací (ta pro jedince představuje nové prostředí). V testovací kleci je mu nabídnuta známá potrava. Měří se doba, za jakou se jedinec k této potravě přiblíží a začne jí konzumovat (např. Boogert et al., 2006).

3.2. Experimentální prostředí pro testování neofobie

Neofobie se často testuje na volně žijících ptácích přímo v přírodě, nebo v laboratoři po jejich odchytu a také u domácích a v laboratoři odchovaných ptáků. Testování jedinci se výrazně liší svými předchozími zkušenostmi. V případě volně žijících ptáků je obtížné sledovat, jakým způsobem je získali. I přesto však poskytují důležité informace o tom, jak jednotlivci reagují na nové podněty ve svém přirozeném prostředí. Naproti tomu při testování jedinců odchovaných v laboratoři, je možné důkladně kontrolovat i ovlivňovat to, s jakými podněty se setkali a jakou zkušenost tím získali. Studium neofobie tím může být ulehčeno, protože máme možnost do značné míry kontrolovat okolnosti, které na ní mohou mít vliv (Reader & Laland, 2003).

Greenberg a Mettke-Hofmann (2001) však věří, že neofobie není pouze jednoduchá reakce na jakýkoliv nový podnět, ale že je důležité rozlišovat mezi obyčejnou preferencí a aktivním strachem s novinky jako takové. Tvrdí tedy, že i když laboratorní testování a pokusy prováděny ve volné přírodě mohou být poučné, pořád nemají celkovou výpovědní hodnotu. Výsledky pokusů prováděných v laboratoři a ve volné přírodě se mohou lišit hned z několika důvodů. Ptáci odchytávání z přirozeného prostředí mohou na laboratorní podmínky reagovat zvýšenou nervozitou a stresem. Ten se může projevit i tak, že pták není ochoten spolupracovat (Kelly & Marples, 2004). Případně může testovaný jedinec nové podmínky vyhodnocovat jinak než by to udělal ve volné přírodě. V zajetí totiž může být jedinec nucen reagovat na situaci, které by se v přírodě normálně vyhnul. Také ptáci zvyklí konzumovat potravu v hejnech jsou postaveni do neobvyklé pozice, jsou-li v kleci s potravou testování o samotě (Seferta et al., 2001).

3.2.1. Testování v přírodě

V přírodě je možno provádět pokusy zaměřené na sledování různých aspektů neofobie. Můžeme dobře sledovat chování jednotlivce jak samotného, tak jako součást sociální skupiny. Nebo také jeden či více ptačích druhů najednou. Chceme-li zkoumat jednotlivce a jejich individuální reakce, je nutné je nejdříve odchytit a barevně označit, abychom je pak byli schopni individuálně rozlišovat. Ve chvíli, kdy chceme sledovat tendence hejna, nebo i více druhů ptáku v nějakém konkrétním prostředí není nezbytně nutné ptáky nijak značkovat (Marples, 1993).

Před provedením samotného testování je třeba provést tzv. habituaci (přípravu ptáku na testovací podmínky). Marples (1993) testovala vliv barvy a velikosti kořisti na rozlišování mezi stravitelnou a škodlivou potravou predátorem. Týden před započítáním pokusu pravidelně umísťovala bíle zbarvenou potravu na zelenou dřevěnou desku. Při následném pokusu pak byla bílá potrava nahrazena zelenou (o třech různých velikostech, některé kousky byly ochuceny chininem (Marples, 1993)). U jiných experimentů probíhalo např. navykání ptáku na krmení z konkrétního nově umístěného a sledovaného krmítka. Sem byla podávána známá a lákavá potrava (Marples et al., 1998). Webster a Lefebvre (2000) zase začali provádění pokusů fází habituace tak, že umístili velký zelený list s krmivem na místa, kde měly pokusy probíhat. Tím ptákům ulehčili detekovat potravu a zároveň umožnili experimentátorovi její snadné odstranění po ukončení pokusu. Tyto místa pak pravidelně kontrolovali, aby se ujistili, zda byla všechna návnada zkonzumována. Díky tomu si ověřili vhodnost stanoviště pro plánované pokusy.

U „krmítkových“ pokusů ve volné přírodě je také nutné dbát na to, že ptáci mohou v rámci jednoho území zaletovat různě daleko a konzumovat potravu na různých místech. Proto, při volbě jednotlivých stanovišť, na kterých bude pokus probíhat, je třeba zajistit, aby byla od sebe dostatečně vzdálena. Tím můžeme předejít opakovanému zkoumání stejných jedinců (Echeverria & Vassallo, 2008).

3.2.2. Testování v laboratoři

Experimenty v zajetí jsou navrhované tak, aby jednotlivce nijak neomezovali a co nejvíce připomínali jejich přirozený habitat s dostatkem uspokojujících prvků (umělé stromy, větve, bidýlka, hnízdo, kamínky, přirozený stín apod.) (Lindström et al., 1999; Sherwin et al., 2001; Stöwe et al. 2006). Pták má vždycky k dispozici dostatek vody i potravy a pravidelně jsou mu podávány i vitamíny (Verbeek et al., 1994). Složení potravy je přizpůsobeno právě zkoumanému ptačímu druhu. Důraz je také kladen na to, aby se co nejvíce podobala každodenní potravě ptáka v jeho běžném jídelníčku (Fox & Millam, 2004). I světelné podmínky a teplota se nastavují tak, aby co nejvíce napodobovaly běžný venkovní režim (také v závislosti na ročním období, ve kterém se pokus provádí) (Kelly a Marples, 2004; Mettke-Hofmann, 2007; Lafleur et al., 2007).

V laboratoři je možné provádět experimenty na dvou různých kategoriích ptáků. Jednou jsou ptáci odchyceni ve volné přírodě a druhou ptáci, kteří byli vybráni z hnízda několik dní po vylíhnutí a od tohoto okamžiku vychováni v laboratorních podmínkách. Tyto dvě skupiny se hned od začátku testování liší svými předchozími zkušenostmi. U ručně odchovaných ptáků máme totiž dobrý přehled o tom, s jakými předměty nebo potravou přišli do kontaktu (Reader & Laland, 2003).

Zkoumání odchycených ptáků může poskytnout cenné poznatky o neofobii. A to zejména pokud je budeme testovat s předměty, které nemohli nikdy, případně jen s velice malou pravděpodobností, předtím vidět. Tyto experimenty pobízí nebo nutí jedince postavit se potenciálně škodlivému nebo jinak nepříjemnému předmětu. Rozdíly v čase, než se pták přiblíží k novému předmětu či potravě (případně v dalších měřených hodnotách - kdy s předmětem začne manipulovat apod.), můžou být porovnány pouze kvalitativně. To znamená, že pokud v laboratorních podmínkách trvá přiblížení se k novému předmětu jednomu jedinci 20 min a druhému pouze jednu, nutně z toho nevyplývá, že se tak oba zachovají i ve volné přírodě. Experimentální předměty jsou navíc vybírány tak, aby se co nejvíce odlišovali od předmětů, se kterými se pták může běžně setkat v přirozených podmínkách. Proto se může stát, že vyvolají mnohem vyšší míru neofobie (Greenberg, 1990a).

U obou skupin je nutno opět provést habituaci, která se většinou pohybuje v rozmezí několika dní (Jones, 1986; Exnerová et al., 2003; Mettke-Hofmann & Gwinner, 2004). Někdy to může být seznámení se přímo s prostředím, ve kterém pokusy proběhnou (Sherwin et al., 2001;). Jindy zas pouze navykání si na pobyt v zajetí (v domovské kleci, kde má neustále k dispozici potravu a vodu) (Exnerová et al., 2003; Mettke-Hofmann et al., 2005b). Která varianta se použije, závisí na tom, jestli chceme zkoumat např. reakci na nové prostředí celkově, nebo na nový předmět, přítomný v již známém prostředí či v blízkosti potravy.

Neofobii lze také sledovat v závislosti na počtu jedinců ve venkovní voliére či v kleci, kde pokus proběhne (Mettke-Hofmann et al., 2002; Stöwe et al., 2006). Záleží na tom, chceme-li testovat individuální chování jedince vyvoláno jen novým předmětem nebo novým prostředím a bez vlivu jiných faktorů (Verbeek et al., 1994; Boogert et al., 2006), nebo naopak chceme pozorovat interakce jedince a skupiny, ve které se bude nacházet (Coleman & Mellgren, 1994). Co se týče testování ve skupině, jsou všichni jedinci přítomni v jedné voliére (nebo kleci), kde se mohou volně pohybovat a všichni mají stejný přístup ke krmítkům s vodou i s potravou (např. Mettke-Hofmann et al., 2002; Stöwe et al., 2006). Počet nových předmětů či množství nové potravy jsou přizpůsobeny tak, aby testovaní jedinci neměli pocit, že množství potravy je omezeno a aby se zamezilo případnému soutěžení o nový předmět či potravu mezi jednotlivými jedinci (Stöwe et al., 2006; Dally et al., 2008).

Vzájemné působení jednotlivců na individuální chování jedince je dále možno sledovat tak, že je zachován pouze akustický kontakt s ostatními, přičemž každý pták je umístěn sám do svojí vlastní klece nebo je od ostatních v rámci jedné jinak oddělen (např. pletivem nebo dřevěnou přepážkou) (Sherwin et al., 2001; Stöwe et al., 2006; Dally et al., 2008). Jinou variantou testování vlivu interakce s jinými jedinci na míru neofobie testovaného jedince je umístění jednoho jedince (demonstrátor) vůči ostatním tak, aby ho měli testovaní jedinci

možnost dobře vidět, slyšet a také pozorovat jeho reakce na novou potravu či nový předmět umístěný v blízkosti známé potravy (Sherwin et al., 2001; Cadieu & Cadieu, 2002; Dally et al., 2008).

3.3. Testování neofilie

Neofilie se většinou zkoumá bez přítomnosti potravy, aby bylo zaručeno, že se měří samotná atraktivita nového předmětu. Projevy chování, které se zaznamenávají, jsou doba, za jakou se jedinec k novému předmětu přiblíží a začne s ním manipulovat, jak dlouho kontakt s předmětem trvá a kolikrát se opakuje (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Poté, co se testovaný jedinec habituuje na testovací klec, umístí se mu do ní nový předmět (povaha předmětu je opět velmi variabilní - od kousku lanka (Mettke-Hofmann et al., 2006) dřevěného kolečka, korkové pyramidky, klubka vlny, kartónové trubičky s dírkami (Mettke-Hofmann et al., 2002; Mettke-Hofmann, 2007b), přes krabičky, hrníčky, plechovky (Stöwe et al., 2006), po bavlněný mop či malé plastové dlaždičky (Mettke-Hofmann, 2000)). Do testovací klece bývá nový předmět obvykle umísťován na „neutrální“ místo, tzn. do určité vzdálenosti od samotného jedince, od misky s potravou a vodou nebo od umělého hnízda (Mettke-Hofmann et al., 2002). Lze tak předejít tomu, aby byl jedinec rozrušený přílišnou blízkostí nového předmětu (Stöwe et al., 2006). Může např. viset ze stropu (Mettke-Hofmann, 2007b), být položený na podlaze (Stöwe et al., 2006) či různě upevněn na umělých větvích v testovací kleci (např. Mettke-Hofmann et al., 2000; 2002). Nových předmětů může být v kleci najednou umístěno i několik, nemusí se nutně jednat pouze o jeden (např. Mettke-Hofmann (2000) použila při testování amazoňanů oranžovokřídlých (*Amazona amazonica*) 3 nové předměty najednou; Heinrich (1995) testoval krkavce velké (*Corvus corax*) s velkým množstvím nových předmětů). Existují i pokusy, kdy byl novým předmětem nahrazen nějaký původní umístěný v kleci, který už ptáci znali (např. Verbeek et al., 1994; Mettke-Hofmann et al., 2005a).

I když ornitologové popsali několik případů, ve kterých sledovali projevy neofilie u dospělých ptáků ve volné přírodě, obecně se zdá, že tento fenomén je u dospělců většiny ptačích druhů nezvyklý nebo je maskován a těžko rozeznatelný (Reader & Laland, 2003).

Nejvíce a nejlépe se tedy neofilie pozoruje a zkoumá u juvenilních jedinců (podle provedených pokusů to platí přinejmenším pro pěvce) (Reader & Laland, 2003). Tento fenomén se u nich obecně projevuje ve velké míře, protože přicházejí do kompletně nového prostředí a neofilie spolu s exploračním chováním představují jediné způsoby, jak ho poznat, prozkoumat a naučit se v něm orientovat. Tato fáze života dále pro mladého jedince zastává důležitou roli ve vývoji potravního repertoáru (Reader & Laland, 2003). Projevy neofilie stoupají v situacích, kdy informace o nových zdrojích potravy přináší největší výhody. Zdá se, že míra neofilie zůstává

vysoká až do chvíle, kdy jedinec získal celkový přehled o výskytu potravy a nové prostředí se mu stalo známým a důkladně prozkoumaným (Mettke-Hofmann & Greenberg, 2001).

4. Mezidruhová variabilita

Mezi jednotlivými druhy ptáků existují odlišnosti v mnoha aspektech jejich chování, které mohou souviset s reakcemi na nové podněty (zejména na nové prostředí a novou potravu). Lze předpokládat, že tyto odlišnosti v reakcích na nové podněty souvisí např. s rozdíly v potravních strategiích jednotlivých druhů (potravní generalisté vs. specialisté) (Greenberg, 1983; Greenberg, 1990a; Lafleur et al., 2007), s rozdíly mezi migrujícími a rezidentními druhy (Mettke-Hofmann & Gwinner, 2004), s rozdíly mezi druhy obývajícími různé habitaty (ostrovní populace vs. pevninské, městské vs. mimoměstské, invazivní vs. rezidentní) (Mettke-Hofmann et al., 2002, Mettke-Hofmann et al., 2005a; 2005b; Martin & Fitzgerald, 2005). Všechny tyto aspekty chování by u ptáků pravděpodobně mohly vysvětlovat mezidruhovou variabilitu v reakcích na nové podněty.

4.1. Potravní strategie

Potravní neofobie, neboli váhání přiblížit se nové potravě, je důležitým faktorem ovlivňujícím potravní chování zvířat (Echeverria & Vassallo, 2008). Greenberg (1983) předpokládá, že rozdíly v míře neofobie mohou způsobit rozdíly v potravní specializaci tím, že zvýšená míra neofobie sníží počet mikrohabitátů, které pták prozkoumá při hledání potravy. Zdá se, že v souvislosti s potravním chováním jsou flexibilní druhy ptáků více ochotny zkoumat nové předměty a situace, kterým se více neofobické druhy raději vyhnou (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Z toho vyplývá, že specializované druhy by měly zůstat specializované díky vysoké míře neofobie, zatímco nízká míra neofobie by se měla projevovat u potravních generalistů (Reader & Laland, 2003). Navíc se zdá, že přínos vyplývající z konkrétní potravní strategie (generalista vs. specialista) by měl být vyšší pro potravní generalisty, protože šance najít nové využitelné zdroje potravy je u nich vyšší než u potravních specialistů (Mettke-Hofmann et al., 2002).

Souvislosti mezi potravní strategií a mírou neofobie popsal Greenberg (1983) u lesňáčků rodu *Dendroica*, přičemž prokázal, že potravní specialisté lesňáčci žlutotemenní (*Dendroica pensylvanica*) jsou neofobičtější než potravní generalisté lesňáčci hnědoprsí (*Dendroica castanea*) (Greenberg, 1983). Tyto ptáky testoval ve dvou situacích: a) do klece jim umístil nový předmět, který obsahoval schovaného živého moučnického červa (*Tenebrio molitor*), b) krmítko s potravou ozdobil různými novými předměty (trny, válečky, trubičkami, mechem, listy), co mělo představovat nový mikrohabitat. V prvním případě zjistil, že oba druhy se přiblížily

k novému předmětu sice přibližně stejně často, přičemž lesňáčci žlutotemenní se k novému předmětu přibližovaly výrazně opatrněji a zdráhavěji. Testované druhy lesňáčků se ale lišily v úspěšnosti získání kořisti. Lesňáčci žlutotemenní se skoro vůbec nepokusili uchopit ukrytého červa, zatímco lesňáčci hnědoprsí byli v získávání červa velmi úspěšní. Ve druhém pokusu Greenberg (1983) prokázal, že potravní generalisté lesňáčci hnědoprsí se k ozdobenému krmítku, které představovalo nový mikrohabitat, přiblížili ihned a bez váhání konzumovali poskytnutou potravu. Potravní specialisté lesňáčci žlutotemenní konzumovali potravu až po několika pokusech přiblížit se k ozdobenému krmítku nebo potravu nekonzumovali vůbec. Uplatnění neofobie v určování potravní specializace lze doložit také zjištěním, že lesňáčci hnědoprsí, kteří získali v prvním pokusu více ukryté kořisti, se ve druhém pokusu přiblížili k ozdobenému krmítku rychleji a bez váhání (Greenberg, 1983).

Hypotézu, že míra neofobie ovlivňuje potravní strategii, potvrdil Greenberg také u strnadů rodu *Melospiza*, pokusy v přírodě i v laboratoři (Greenberg, 1990a). Do blízkosti krmítka umístil nový předmět a pozoroval kolik jedinců strnadů zpěvných (*Melospiza melodia*)-potravní generalisté a strnadů úhorních (*Melospiza georgiana*)-potravní specialisté přiletí na krmítko, když: a) je nový předmět přítomný, b) není nový předmět přítomný. Strnadi úhorní navštěvovali krmítko mnohem méně, když se v jeho blízkosti nacházel nový předmět. Strnadi zpěvní tyto dvě situace nerozlišovali a navštěvovali krmítko v obou případech bez rozdílu (Greenberg, 1990a).

Porovnáním příbuzných druhů tangar (Thraupidae) lišících se potravní strategií, také Webster & Lefebvre (2000) potvrdili, že potravní generalista kněžík menší (*Loxigilla noctis*) je méně neofobický než nektarivorní specialista banakit jamajský (*Coereba flaveola*). Sledovali chování testovaných jedinců stejně jako Greenberg (1983, 1990a) v přítomnosti nového předmětu a bez nového předmětu v blízkosti potravy. Potravní generalista kněžík menší reagoval v testu rychleji a krmil se se stejnou frekvencí v obou situacích, bez ohledu na to, jestli byl nový předmět přítomný či nikoliv (Webster & Lefebvre, 2000).

Mettke-Hofmann et al. (2002) také využili podobný postup pokusu jako Greenberg (1983, 1990a) při zkoumání potravní strategie 51 druhů papoušků. Zkoumali chování jedinců v přítomnosti nového předmětu v blízkosti potravy. Avšak oproti již zmíněným pokusem, kde byly jedinci zkoumáni pouze ve dvou situacích, Mettke-Hofmann et al. (2002) přidali do pokusu ještě jednu. Pozorovali chování jedinců v situacích kdy: a) nový předmět v blízkosti krmítka s potravou nebyl přítomný, b) vedle krmítka, ve kterém byla papouškům běžně poskytována potravina, byl umístěn známý předmět (ještě jedno stejné, ale prázdné krmítko), c) vedle krmítka s potravou byl umístěn nový předmět (bavlněný mop). Měřili dobu, za jakou se ptáci v jednotlivých situacích ke krmítku s potravou přiblížili a začali jí konzumovat. Přítomnost předmětu v blízkosti krmítka s potravou vedla u všech ptáků k prodloužení doby, za jakou se

přiblížili ke krmítku a začali se krmit. Čím novější předmět byl, tím byla tato doba delší. Hmyzožravé druhy papoušků projevovaly vyšší míru neofobie než ostatní. Je to pravděpodobně z důvodu, že konzumace hmyzu s sebou nese riziko, že některý bude škodlivý. Oproti tomu druhy, kterých hlavní složku potravy představují semena a listy, vykazují v testování nízkou míru neofobie. Konzumace této potravy totiž s sebou přináší pouze malé riziko se setkáním se škodlivou potravou (Mettke-Hofmann et al., 2002).

Všechny zmíněné pokusy prokázali souvislost mezi neofobií a rozdíly v potravní strategii jednotlivých testovaných ptačích druhů. Potravní specialisté jsou v porovnání s potravními generalisty neofobičtější, což dále ovlivňuje chování jednotlivých ptáků v konkrétních nových situacích souvisejících s potravou.

4.2. Migrace a invazivita

Většina ptačích druhů žije v prostředích, které se mění v průběhu jednotlivých ročních období (Mettke-Hofmann, 2007b). Jeden ze způsobů jak se těmto změnám přizpůsobit představuje migrace (Gwinner, 1996). Migrující ptáci zůstávají na konkrétním místě pouze krátkou dobu a musí o něm rychle získat co nejvíce informací. Naproti tomu rezidentní ptáci můžou a musí své prostředí zkoumat pořád, a neustále se tak udržovat informovaní o jakýchkoliv změnách v něm. Na základě toho lze předpokládat, že migranti dokážou relevantní informace o prostředí zpracovávat rychleji než rezidenti (Mettke-Hofmann & Gwinner, 2004). Rezidenti by oproti migrantům tedy měli být méně neofobičtí a zkoumat změny ve svém prostředí ochotněji, důkladněji a podrobněji (Mettke-Hofmann et al., 2005a).

Tuto hypotézu testovali Mettke-Hofmann et al. (2005a) na blízce příbuzných druzích pěnic (*Sylvia* spp.): na pěnici slavíkové *Sylvia borin* - migrant a pěnici bělohrdlé *Sylvia melanocephala* *momus* - rezident. Testování neofobie provedli opět jako Greenberg (1983, 1990a) použitím nového předmětu (bavlněný mop) umístěného v blízkosti krmítka s potravou a měřením doby, za jakou se jedinci ke krmítku přiblíží a začnou se krmit. Kromě toho zkoumali Mettke-Hofmann et al. (2005a) také explorační chování pěnic umístěním nového předmětu do testovací klece a sledováním, za jak dlouho se k předmětu jedinci přiblíží a kolik času stráví jeho zkoumáním. Rezidentní pěnice bělohrdlé byly méně neofobické a začali se v přítomnosti nového předmětu krmit rychleji než migranti pěnice slavíkové. Také v testování exploračního chování se ochotněji k novému předmětu přiblížili pěnice bělohrdlé. Zkoumáním nových předmětů ve svém okolním prostředí trávily rezidentní pěnice více času než migranti a kromě vizuálního vyhledávaly také hmatový kontakt s předmětem. Okolní prostředí zkoumají tyto ptáci po krátkých úsecích, což jim zaručí jeho detailnější prozkoumání (Mettke-Hofmann & Gwinner, 2004). Naopak migrující pěnice slavíkové hodnotí nové prostředí rychle a povrchně (Mettke-

Hofmann, 2007b). Dokážou jej zkoumat tak, že se vyhnou prozkoumání jednoho místa vícekrát (Mettke-Hofmann & Gwinner, 2004). Stejných výsledků dosáhli Mettke-Hofmann et al. (2005b) i zkoumáním rezidentních a nomadických druhů papoušků (Pssitacidae). Rezidenti začali zkoumat nové předměty dříve než nomádi a nových předmětů prozkoumali více než nomadické druhy.

Také mezi dvěma populacemi vrabců domácích (*Passer domesticus*) Martin & Fitzgerald (2005) prokázali rozdíly v neofobii podle toho, jestli se jednalo o rezidenty nebo jedince z aktivně invadující populace. Neofobii testovali s novou potravou (měřili dobu, za jakou se jedinec přiblížil a začal krmit) a dále stejným způsobem jako Greenberg (1983, 1990a) v přítomnosti nového předmětu a bez něj. Invazivní vrabci se přiblížili a konzumovali novou potravu ochotněji než rezidenti. Nicméně v testování s novým předmětem se zkoumané populace vrabců nelišily, vykazují stejnou míru neofobie (Martin & Fitzgerald, 2005). Výsledky tedy ukazují, že invazivní populace jsou méně neofobické než rezidentní, což je v protikladu s původním předpokladem, že právě rezidenti budou méně neofobičtí. V tomto případě se lze domnívat, že snížená míra neofobie je důležitá pro větší úspěchy v procesu invaze (aby se ptáci v novém prostředí udrželi, nesmí být neofobičtí a váhat s jeho explorační) a že u v současnosti rezidentní populace vrabců byla neofobie původně také nízká. Tuto predispozici rezidenti pravděpodobně ztratili postupným přizpůsobováním se novému prostředí a specializací na v něm dostupnou potravu. Vyšší míra potravní neofobie u rezidentní populace vrabců mohla pravděpodobně vzniknout z důvodu vyššího rizika setkání se s potenciálně škodlivou potravou. Je zajímavé podotknout, že jak rezidentní, tak invazivní populace, byly značně neofilní vůči dvěma konkrétním novým předmětům, což může být další z vlastností předurčující vrabce domácí k lepší schopnosti invazivity oproti jejich příbuzným (Martin & Fitzgerald, 2005).

Mettke-Hofmann a Greenberg (2005) nedávno navrhli hypotézu předpokládající, že migranti (přinejmenším během migrace) by měli být při konfrontaci s novým prostředím méně neofobičtí a spíše více prostorově neofilní než rezidenti. Během migrace jsou migranti nuceni zkoumat neznámé stanoviště hledající úkryt či potravu. Silná prostorová neofobie prodlužuje celkový čas migrace a snižuje rychlost seznámení se s novým stanovištěm. Oproti tomu by nízká neofobie a vysoká prostorová neofilie mohly napomoci překonat počáteční nerozhodnost při zkoumání nového prostředí. Rezidenti se s novým prostředím téměř vůbec nesetkávají, a vysoká prostorová neofobie by jim naopak mohla sloužit jako potenciální ochrana před nebezpečnými situacemi (Mettke-Hofmann et al., 2009). Vysoká neofilie vůči novým předmětům jim zároveň umožňuje např. objevit nové zdroje potravy, v období kdy je známé nedostatky nebo také najít nové a lepší místo pro hnízdo, čímž si zvyšují reprodukční úspěšnost (Mettke-Hofmann et al., 2004).

V závislosti na kontextu se u migrantů a rezidentů pravděpodobně vyvinuly různé strategie, jak se vypořádat s novými situacemi (Mettke-Hofmann et al., 2009). Testování rezidenti byli v reakcích na nový předmět v přítomnosti potravy ve většině případů méně neofobičtí a také byli ochotnější jej prozkoumat důkladněji než migranti. U těch byla míra neofobie vůči novým podnětům relativně vyšší. Pro invazivní populace může snížená neofobie představovat způsob, jak v obývání nových území co nejlépe uspět.

4.3. Prostředí

Mnoho činitelů prostředí souvisejících s novými situacemi v potravní ekologii (nové typy potravy, sezónní změny ve složení vegetace, rychlé antropogenní změny) může ovlivnit neofobické reakce. Např. mláďata získávající zkušenosti v rozmanitém prostředí mohou být následně méně neofobická (Echeverria & Vassallo, 2008).

Některé experimenty však nepotvrdily hypotézu předpokládající, že život v komplexnějším habitatu vyúsťuje do snížené neofobie. Echeverria & Vassallo (2008) testovali několik ptačích druhů žijících ve městě (pěvce: vrabec domácí (*Passer domesticus*) a vlhovec modrolesklý (*Molothrus bonariensis*); měkkozobé: hrdlička černouchá (*Zenaida auriculata*) a holub tečkovaný (*Patagonioenas maculosa*)). Do blízkosti krmítka s potravou umístili nový předmět a sledovali: a) za jakou dobu se ptáci ke krmítku přiblíží, b) jak dlouho tato „návštěva“ potrvá, c) kolikrát se ptáci vrátí, aby se krmili. Hrdličkám trvalo nejdéle, než se ke krmítku za přítomnosti nového předmětu přiblížily. Holubi se krmili pouze v situaci, kdy nový předmět nebyl přítomný vůbec. Vlhovci se ke krmítku s novým předmětem sice přiblížili, ale značně s konzumací potravy váhali a potřebovali krmítko navštívit vícekrát než ostatní ptáci, aby neofobii překonali. Nicméně ve městě vrabci a hrdličky navštěvovaly nové krmítko mnohem méně často než při testování v mokřinách mimo město. Vlhovci ho na obou místech navštěvovali se stejnou intenzitou. Výrazně menší počet vrabců a hrdliček navštěvujících krmítko ve městě naznačuje, že tyto ptačí druhy jsou averznější vůči novým podnětům v prostředí značně změněným člověkem (Echeverria & Vassallo, 2008).

Greenberg (1990a) vyslovil hypotézu, že nízká míra neofobie souvisí s vyšší mírou ekologické plasticity. Tu lze zkoumat na základě diverzity habitatů, které mohou jednotlivé ptačí druhy obývat. Mettke-Hofmann et al. (2002) tuto hypotézu potvrdili zkoumáním 76 druhů papoušků (Pssitacidae). Zkoumali neofobii a neofilii vůči novému předmětu umístěnému do testovací klece předpokládajíc, že neofilie podmiňuje přiblížení se k novému předmětu. Výrazná neofilie byla zaznamenána u druhů obývajících komplexnější typy habitatů jako např. okraje lesa či ostrovy. Tyto prostředí nabízí množství potravních příležitostí, avšak s vysokou mírou

mezidruhové kompetice. Právě kvůli tomu, je pro druhy žijící v těchto habitatech výhodnější být neofilní a získat tak přístup k novým zdrojům potravy jako první (Mettke-Hofmann et al., 2002).

Společně výsledky výše popsaných pokusu potvrzují představu, že vztah mezi neofobií a neofilií v souvislosti s chováním jednotlivých ptačích druhů v jejich okolním prostředí je pravděpodobně mnohem složitější než se může na první pohled zdát. Výrazné neofobické reakce vrabců domácích ve městě zřejmě souvisí se skutečností, že vrabci domácí jsou pravděpodobně citlivější na vnímání přítomného rizika v komplexnějším prostředí (Echeverria & Vassallo, 2008). Naopak pro druhy papoušků obývajících komplexní habitaty zřejmě snížená neofobie a výrazná neofilie představují způsob, jak lze v takovém prostředí co nejlépe obstát.

5. Vnitrodruhová variabilita

Nejenom mezi druhy, ale také v rámci jednoho druhu lze pozorovat rozdíly v neofobii či neofilii. Tyto rozdíly jsou podmíněny různými faktory. Patří mezi ně např. personalita jedince, věk, pohlaví, přítomnost jiných jedinců.

5.1. Pohlaví

Jedním z faktorů ovlivňujících reakce jednotlivců na nové podněty by mohlo být pohlaví. Lze předpokládat, že za odlišné projevy neofobie u jednotlivých pohlaví může vysoká hladina testosteronu u samců oproti samicím. Kromě tohoto vysvětlení, není známá jiná evoluční hypotéza, popisující rozdílné reakce pohlaví na nové podněty. Samci se pravděpodobně mohou od samic odlišovat jinými fyziologickými nároky, či na základě rozdílné investice do péče o mláďata (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Nicméně tyto předpoklady nebyly dosud řádně prozkoumány.

Existuje však několik studií, kde byla vlivu pohlaví na chování jedince v souvislosti s novými podněty věnována pozornost aspoň částečně. Jones (1986) testováním reakcí kura domácího (*Gallus domesticus*) na novou potravu zjistil, že samci byli vůči nově zbarvené potravě výrazně neofobičtější než samice. Zdá se, že samci reagují neofobicky na novou barvu potravy, zatímco v chování samic převládá motivace nakrmit se a barvě potravy proto nevěnují zvýšenou pozornost. (Jones, 1986).

Rozdílům v chování mezi pohlavími v reakcích na nové podněty věnovala pozornost také Mettke-Hofmann (2000) zkoumáním papoušků zpěvavých (*Psephotus haematonotus*). Testovala explorační chování 14 dvojicích si a hnízdících párů umístěním 3 nových předmětů do testovací klece a sledováním: a) doby, za jakou se jedinec k novému předmětu přiblížil a dotknul se ho, b) jak dlouho trval kontakt s novým předmětem, c) kolik předmětů jedinec prozkoumal. Výsledky byly zaznamenávány zvlášť pro samce a pro samice. Samice vykazovaly značný pokles v ochotě

zkoumat nové předměty v období od začátku dvoření k začátku hnízdění. Jejich explorační chování se ještě výrazněji snížilo, když začaly snášet vejce. Během inkubace se k novým předmětům přibližovaly mnohem později a prozkoumaly jich méně. Explorační chování představuje pro samice výhodu v období, kdy musí aktivně zkoumat okolní prostředí, aby získaly dostatek informací o vhodných místech ke hnízdění. Během hnízdění jsou samice krmeny samcem a potřeba zkoumat okolní prostředí u nich částečně zaniká. Explorační chování samců se během dvoření a následního hnízdění výrazně neměnilo. Samci musí být ochotni zkoumat okolní prostředí, aby byli během hnízdění schopni zabezpečit dostatek potravy jak pro sebe, tak pro hnízdící samici (Mettke-Hofmann, 2000).

Zmíněné pokusy tedy potvrdily předpoklad, že jednotlivá pohlaví se liší v reakcích na nové podněty v závislosti na odlišné úloze v péči o mláďata.

5.2. Věk

Juvenilní období představuje těžiště pro zkoumání neofilie a explorační chování. Pro mladé ptáky, přicházející do nového prostředí bez jakýchkoliv informací, je toto období extrémně důležité. Všechny nové podněty, se kterými se setkají, mohou výrazně ovlivňovat a formovat např. jejich potravní strategii (Reader & Laland, 2003). Vysoká míra neofilie a exploračního chování jim může přinášet množství výhod. Navíc, rodičovská péče jim poskytuje určitou ochranu a neofobie proto může být výrazně nižší. Oproti tomu jsou výhody plynoucí s vysoké explorační chování u dospělých jedinců pravděpodobně výrazně sniženy (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

Zdá se, že juvenilní jedinec se vstupem do dospělosti stává na základě dosavadních zkušeností opatrnějším při každém dalším střetu s novým podnětem. Neofilie se postupně vytrácí a míra neofobie stoupá (Heinrich, 1995; Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

Tuto teorii potvrdil Heinrich (1995) zkoumáním neofilie u mladých krkavců (*Corvus corax*), kterým nabídl široké spektrum nových předmětů a sledoval, jak budou reagovat. Neofilie u těchto ptáků byla v období bezprostředně po přepečení výrazně vysoká, sledovaní jedinci prozkoumali všechny nové předměty a úspěšně mezi nimi našli potenciální potravu. Opětovným testováním těchto jedinců ve věku 1 a 1,5 roku Heinrich (1995) prokázal, že starší jedinci už byli neofobičtější a nové předměty zkoumali mnohem váhavěji.

Také Fox & Millam (2004) zjistili, že neofobie stoupá s věkem. Testovali neofobii u amazoňanů oranžovokřídlých (*Amazona amazonica*) v přítomnosti nových předmětů, pověšených vedle krmítka s potravou, ve věku 4,5 a 6 měsíců. Se stoupajícím věkem vykazovali testovaní amazoňani vyšší míru neofobie, bez ohledu na to, jestli byli vychováváni rodiči nebo uměle experimentátory. Ve věku 1 rok byli ptáci testováni opět, tentokrát s novým předmět

umístěným v kleci mimo krmítko s potravou. Až na 3 výjimky se žádný amazoňan k novému předmětu vůbec nepřiblížil.

Naopak Verbeek et al. (1994) teorii, že neofobie stoupá s věkem, nepotvrdili. Resp. lze konstatovat, že jejich výsledky odpovídají pouze první části hypotézy, tj. že neofilie do určitého věku stoupá. Zkoumali individuální chování mladých samců sýkor koňader (*Parus major*) během prvních 18 týdnů jejich života. Zaměřili se na zkoumání exploračního chování v souvislosti s: a) novým prostředím, b) s novým předmětem ve známém prostředí. Reakce na nové prostředí zkoumali u sýkor ve věku 5 týdnů, přičemž pozorovali, jak rychle jednotlivci navštíví všechny stromy v testovací kleci. Reakce na nový předmět sledovali u stejných jedinců ve věku 9 a 18 týdnů. Měřili: a) dobu, za jakou se jedinec k novému předmětu přiblíží, b) minimální vzdálenost od nového předmětu, c) celkový čas strávený v blízkosti nového předmětu. Juvenilní jedinci se k novému předmětu buď přiblížili velmi rychle, nebo vůbec. Ti, kteří se přiblížili rychle, se také přiblížili blíže a trávili v blízkosti předmětu více času. Ve věku 18 týdnů se ptáci k novému předmětu přiblížili výrazně rychleji než ve věku 9 týdnů. Tyto výsledky tedy naznačují, že neofilie stoupá v závislosti na věku. Rozdíly v míře neofilie jsou u sýkor koňader pravděpodobně konzistentní minimálně do věku 18 měsíců (Verbeek et al., 1994).

Na základě výše zmíněných pokusů tedy nelze jednoznačně říct, jaký vliv na neofobii či neofilii má věk jednotlivců. Zatímco Heinrich (1995) a Fox & Millam (2004) potvrdili předloženou hypotézu předpokládající, že neofobie stoupá s věkem. Výsledky Verbeek et al. (1994) potvrdili tuto hypotézu pouze částečně pravděpodobně z důvodu, že testované sýkory byly i v 18 měsících pořád ve věku, kdy je neofobie nízká. (K podobným závěrům dospěl Vince (1960) testováním sýkor koňader (*Parus major*); neofilie vůči novému předmětu stoupala s věkem přibližně do 13 až 20 týdnů a poté začala rapidně klesat.)

5.3. Personalita

Jednotlivci v rámci jedné populace často vykazují výrazné rozdíly v chování vůči novému prostředí či nové potravě, a to jak v laboratoři, tak ve volné přírodě (Benus et al., 1991 ex. Fox & Millam, 2004; Verbeek et al., 1994). Rozdíly v těchto reakcích lze pravděpodobně připsat individuální personalitě.

Personalitu lze definovat jako v čase a v různých situacích konzistentní individuální rozdíly v chování projevující se v ochotě riskovat, v agresivitě, plachosti a explorativnosti (Dall et al., 2004). U sýkor koňader existují odlišné typy personality, na základě kterých lze rozlišovat dvě skupiny jedinců: „Fast“ a „Slow“. „Fast“ jedinci zkoumají nové prostředí rychleji a povrchněji, jsou agresivnější, více riskují, k novým předmětům se přibližují rychleji, mají sklony kopírovat potravní chování jiných jedinců. Oproti tomu, „Slow“ jedinci zkoumají nové prostředí

pozorněji a důkladněji, jsou obezřetnější, inovativnější, méně agresivní, lépe se vyrovnávají s porážkou v individuálních soubojích o potravu či teritorium, chování jiných jedinců nekopírují (Verbeek et al., 1994; Drent et al., 2003). Jednou z možností, jak lze konkrétní typy personalit přiřadit jednotlivým ptákům, je sledování jejich exploračního chování (Verbeek et al., 1999).

Zdá se, že jednotlivé typy personalit jsou v populaci zastoupeny přibližně rovnoměrně a zabezpečují tak schopnost populace lépe se přizpůsobit změnám prostředí (Wilson, 1998). Lze předpokládat, že projevy personality se nemění a zůstávají stejné během celého života zvířete a na základě nich je možné odhadnout chování jedince v různých situacích (Verbeek et al., 1994). Bylo prokázáno, že u některých druhů je personalita geneticky podložena (Drent et al., 2003; van Oers et al., 2004).

Kromě genetického podkladu mohou mít na personalitu a reakce s ní spojené vliv také různé zkušenosti získané v průběhu života (Mason, 1979 ex. Fox & Millam, 2004).

Jak už bylo zmíněno v souvislosti s věkem, Verbeek et al. (1994) zkoumali individuální rozdíly v exploračním chování mladých samců sýkory koňadry (*Parus major*) a zjistili, že jednotlivci se liší v neofobii vůči novému prostředí i novému předmětu. Tyto rozdíly lze vysvětlit také v souvislosti s personalitou. Experimentátoři zjistili, že „Fast“ jedinci byli aktivnější a zkoumali nové prostředí rychleji, avšak povrchněji. „Slow“ jedinci zkoumali nové prostředí pomaleji, ale zato pozorněji a důkladněji. Sledováním potravní návyků těchto ptáků Verbeek et al. (1994) dále zjistili, že poté co přemístili potravu z původní misky do jiné, „Fast“ jedinci pořád navštěvovali tu původní, zatímco „Slow“ jedinci svoje chování přizpůsobili a krmili se z misky, do které byla potravu přemístěna.

Exnerová et al. (2010) zkoumali vliv personality na potravní chování sýkor koňader (*Parus major*) sledováním reakcí na aposematickou kořist (*Pyrrhocoris apterus*). Sýkorám postupně za sebou dávali střídavě jedlé moučné červy (larvy *Tenebrio monitor*) a aposematické ploštice (*Pyrrhocoris apterus*). Ptáci personalit obou typů reagovali stejně na známou potravu, neváhali moučné červy atakovat a konzumovat. Při setkání s aposematickými plošticemi však „Slow“ jedinci váhali mnohem déle s přiblížením se a atakováním ploštice než „Fast“ jedinci.

Personalita se u jednotlivých typů jedinců odlišně projevuje také ve způsobu zpracování sociální informace. Když mohli sledovaní jedinci využít informaci o lokálních zdrojích potravy poskytovanou sledováním jiných jedinců, „Fast“ jedinci kopírovali chování ostatních ptáků, zatímco „Slow“ jedinci nikoliv (Marchetti & Drent, 2000).

Zmíněné pokusy potvrzují předpoklad, že jedinci různých typů personalit se liší v míře neofobie vůči novým podnětům. „Slow“ jedinci jsou v reakcích na nové podněty neofobičtější než „Fast“ jedinci. Rozdílná míra neofobie přináší jedincům jednotlivých typů personalit různé

výhody. „Fast“ jedinci sice prozkoumají nové prostředí rychleji, „Slow“ jedinci ale rychleji naleznou zdroj potravy.

5.4. Vliv chování jiných jedinců na chování jednotlivce

Chování jednotlivce může být v nové situaci značně ovlivněno přítomností jiných jedinců. Ta může u jednotlivce způsobit např. snížení neofobie vůči novému předmětu či nové potravě. Jedinec totiž může být v přítomnosti ostatních v menším stresu, než když je sám. Nicméně přítomnost ostatních může neofobii také zvyšovat (Stöwe et al., 2006).

Vliv přítomnosti jiných jedinců na míru neofobie jednotlivce v rámci druhu lze pozorovat ve vztahu rodiče-mláďata (Cadieu & Cadieu, 2002) nebo ve skupině různě příbuzných či nepříbuzných společně koexistujících jedinců (Coleman & Mellgren, 1994; Stöwe et al., 2006; Dally et al., 2008). Zdá se, že být členem skupiny přináší jednotlivci několik výhod. Konzumace potravy ve skupině poskytuje možnost rychleji spatřit predátora a vyhnout se mu (Coleman & Mellgren, 1994). Dále poskytuje jedinci možnost naučit se kde a jak hledat a rozeznávat novou potravu. V neposlední řadě pak, na základě pozorování rychlejšího jedince (který funguje jako demonstrátor), může jedinec svoje preference ve volbě potravy adekvátně přizpůsobovat (Sherwin et al., 2001; Dally et al., 2008).

Jaký vliv na potravní chování mláďat má přítomnost rodičů a cizích jedinců zkoumali Cadieu & Cadieu (2002) u kanára divokého (*Serinus canaria*). Pozorovali reakce mláďat poté, co měla mláďata možnost sledovat dospělé jedince (rodiče vs. cizí jedinci) při konzumaci potravy. Mláďata a dospělí ptáci byli testováni ve společné kleci oddělené plexisklem, přičemž miska s potravou (semena, se kterými mláďata ještě neuměla manipulovat) byla upevněna na plexisklo a zasahovala do obou částí klece. Výsledky ukázaly, že mláďata nejméně váhala přiblížit se k nové potravě v přítomnosti otce. V přítomnosti samic (jak matky, tak neznámé samice) váhala mláďata s přiblížením se k potravě o něco déle než v přítomnosti otce. Nejdéle váhala, když byl přítomný cizí samec. Mláďata jsou vůči nové potravě méně neofobická pravděpodobně z toho důvodu, že o odrostlá mláďata kanárů se stará samec, zatímco samice obstarává další snůšku. Mláďata jsou tedy na chování samců-otců citlivější.

Krkavcovití ptáci (*Corvus spp.*) jsou známí tím, že se často živí zdechlinami, přičemž projevují tendence shromažďovat se při jejich konzumaci do skupin. Ví se, že ptáci jsou v této situaci vysoce neofobičtí (Kijne & Kotrschal, 2002). Konzumace neznámé potravy sebou obvykle nese značné riziko, a proto se předpokládá, že jednatel bude v dané situaci obzvlášť citlivý na potravní chování ostatních (Dally et al., 2008).

Marzluff & Heinrich (1991) zjistili, že mladí krkavci velcí (*Corvus corax*) projevovali nižší míru neofobie a rychleji se přiblížili k nové potravě v přítomnosti ostatních jedinců než

samostatně. Čím víc těchto jedinců společně konzumujících potravu bylo, tím byla míra neofobie vůči nové potravě u testovaných jedinců nižší.

Pokusy Stöwe et al. (2006) ale přinesly protichůdné výsledky. Experimentátoři testováním mladých krkavců velkých (*Corvus corax*) zjistili, že samotní jedinci byli v reakci na nový předmět méně neofobičtí, než když byli v jejich blízkosti přítomni i jiní jedinci. K novému předmětu se přiblížili rychleji, i když strávili v jeho blízkosti méně času než ve skupině. Toto chování lze pravděpodobně vysvětlit jako následek tzv. „vyjednávacího procesu“ v nové, potenciálně riskantní situaci, kdy jeden čeká na projevení se toho druhého. Zdá se, že jedinec, který ve skupině nejvíce váhá s přiblížením se nové potravě, může být zvýhodněn, jelikož má větší možnost vyhnout se potenciálnímu nebezpečí. Na druhé straně se však tímto chováním může připravit o možnost být u potenciálního zdroje potravy jako první.

Je možné, že za rozdíly ve výsledcích výše zmíněných pokusů by mohl být zodpovědný fakt, že krkavci v pokusu Marzluff & Heinrich (1991 ex. Stöwe et al., 2006) byli o samotě neofobičtější než by se očekávalo z toho důvodu, že nebyli dostatečně habituováni na testovací podmínky a na jejich reakce měl pořad vliv stres z izolace od ostatních ptáků. Také to potenciálně může být individuální fenotyp jedince, který ovlivňuje míru neofobie vůči novým podnětům. Jedinec, který se o samotě k nové potravě přiblíží rychle, se může ve skupině chovat odlišněji (je váhavější a opatrnější), než když je testován sám či ve dvojici (Stöwe et al., 2006).

Dally et al. (2008) sledovali vliv přítomnosti jiných jedinců na potravní chování jednotlivců u havrana polního (*Corvus frugilegus*). Porovnávali chování testovaného jedince, když byl v přítomnosti nové potravy sám a když byl přítomný další jedinec (který v tomto případě fungoval jako demonstrátor). Konzumace nové potravy se u testovaného jedince v přítomnosti dalšího jedince zvýšila (bez ohledu na to, jestli byl tento jedinec pouze přítomný nebo jestli ho bylo také možné sledovat, jak konzumuje potravu). Potravní chování testovaného jedince bylo dále sledováno v situaci, kdy měl možnost pozorovat volbu demonstrátora mezi dvěma různými druhy poskytnuté potravy. Testovaný jedinec přizpůsobil svojí volbu potravy demonstrátorově, pouze když byly oba druhy poskytnuté potravy nové. Když byla poskytnuta volba mezi známou a novou potravou, testovaný jedinec výrazně preferoval známou potravu bez ohledu na volbu demonstrátora. Tímto Dally et al. (2008) potvrdili předpoklad, že na využití sociální potravní informace bude nejvíce závislý hladový jedinec pouze v přítomnosti neznámé potravy. V případě, že má jedinec dostatek vlastních zkušeností, řídí se v zásadě pouze podle nich a sociální informace se zdá být přebytečná.

Zebřičky *Taeniopygia guttata* jsou v přírodě vysoce gregariozní. Testování samotných jedinců a ve skupince po třech ukázalo, že testovaný jedinec profitoval z následování jiného úspěšného člena skupiny (i když testovaný jedinec neviděl přímo do krmítka, kam druhý pták

vletěl a nemohl přesně sledovat, co dělá). Tendence následovat ostatní členy skupiny navíc stoupala s jejich počtem. Když se ale testovaný jedinec nejdříve setkal s novou potravou sám a až poté byl testován ve skupině, způsobilo to u něj výraznější váhání přiblížit se k nové potravě. Zdá se, že kontakt s novou potravou o samotě zvýšil citlivost a opatrnost jedince zebřičky i přesto, že by byl očekávaný přesný opak (Coleman & Mellgren, 1994).

Sherwin et al. (2001) zjistili u kuřat *Gallus gallus domesticus* výrazný vliv jedince-demonstrátora na potravní chování jedince-pozorovatele. Když demonstrátor dostal nechutnou potravu, projevoval vůči ní značný odpor (kroucení hlavou, čištění si zobáku, mnohem menší intenzita klovaní). Toho chování však mělo pouze malý vliv na volbu pozorovatele, který nechutnou potravu musel prozkoumat sám a nevyhýbal se jí na základě odmítavé reakce demonstrátora. Na druhé straně ale, když demonstrátor dostal oblíbenou potravu a konzumoval ji aktivněji a ve vyšší míře, zvýšilo to i konzumaci potravy u pozorovatele. Kuřata jsou tedy citlivá na chování kuřete-demonstrátora pouze v některých aspektech (Sherwin et al., 2001).

Je jisté, že na jedné straně může přítomnost jiných jedinců u jednotlivce zmírnit riziko plynoucí z nové hlavně potravní situace. Na straně druhé však může přítomnost nervózních jedinců vést ke zvýšení neofobie a může u testovaného jedince oddálit nebo mu úplně zabránit přiblížit se k potravě (Stöwe et al., 2006). Očividně proto neexistuje jednoznačná odpověď na otázku, jestli přítomnost jiných jedinců při konzumaci zejména neznámé potravy, neofobii u jednotlivců snižuje nebo naopak posiluje. Většinou to závisí na konkrétním testovaném ptačím druhu, složení skupiny, individuálních sklonech a rozhodnutích jedince (Stöwe et al., 2006).

6. Rozdíly v míře neofobie/neofilie v závislosti na kontextu

Jak už bylo zmíněno v předchozích kapitolách, reakce na nový podnět mohou souviset s různými vlastnostmi tohoto podnětu a také s okolnostmi, za jakých přijde testovaný jedinec s těmito podněty do kontaktu (tj. v jakém kontextu se s nimi setká). Je zajímavé zaměřit pozornost na to, jestli se reakce na nový podnět liší v závislosti na různém kontextu nebo jsou na kontextu nezávislé.

6.1. Vlastnosti nového podnětu a jejich vliv na reakci jedince

6.1.1. Nový předmět

Nový předmět může mít různé charakteristiky, které mohou vzbuzovat různou míru neofobie/neofilie u testovaného jedince (Greenberg, 1983; 1984). Komplexnější předmět může vzbuzovat vyšší neofobii, např. protože může ukrývat větší nebezpečí. Zároveň však může vzbuzovat i vysokou míru neofilie, protože může přinášet větší množství výhod. Proto není úplně

jasné, kterým směrem komplexnost podnětu míru neofobie/neofilie ovlivní (jestli ji zvýší nebo sníží) (Mettke-Hofmann et al., 2006).

Mettke-Hofmann et al. (2006) zkoumali vliv různých vlastností nového předmětu na neofobii a explorační chování u pěnic slavíkových (*Sylvia borin*), a také jak se tyto vlastnosti nového předmětu a předchozí zkušenost s jinými novými předměty spolupodílí na výsledném chování jedince. Do blízkosti misky s potravou umístili testovaným ptákům nový předmět. Byl to buď komplexní předmět (zahrnující množství dílčích vlastností předmětu, jako např. nepravidelný tvar s různými záhyby a prohloubeninami) - plastový medvídek, nebo jednoduchý (tenký, rovný, bez ohybů a dírek) - kousek lanka. Polovinu ptáků před tímto testováním navíc vystavili přítomnosti jiných nových předmětů různých tvarů umístěných do jejich klece. Měřili, za jak dlouho se jedinec k novému předmětu přiblíží, jestli se ho dotkne a kolikrát se k němu vrátí. Zjistili, že čím komplexnější nový předmět byl, tím výraznější neofobii a váhání s přiblížením se k misce s potravou u testovaných jedinců vyvolal. Tuto reakci také ovlivnili předchozí zkušenosti jedince. Zkušenější jedinci (kteří byli původně vystaveni přítomnosti jiných nových předmětů ve své kleci) byli neofobičtější vůči oběma typům nového předmětu (přičemž medvídko se nedotkli vůbec) ve srovnání s jedinci, kteří před samotným testováním nepřišli do kontaktu se žádnými novými předměty.

V tomto případě tedy nový předmět ovlivnil u testovaných jedinců míru neofobie pozitivně. Všichni testovaní ptáci se novému komplexnímu předmětu vyhýbali déle než novému jednoduchému. Pozorované chování naznačuje, že na míru neofobie má u těchto ptáků výrazný vliv potenciální riziko plynoucí z přiblížení se novému předmětu. Zvýšená míra neofobie vůči novým předmětům může u pěnic slavíkových (*Sylvia borin*) souviset s jejich potravní strategií. Jelikož pěnice jsou insektivorní ptáci, může jim zvýšená neofobie umožnit vyhnout se potenciálnímu riziku plynoucímu ze setkání se škodlivým hmyzem.

Skutečnost, že předchozí zkušenost vedla ke zvýšení doby, za kterou se jedinec k novému předmětu přiblížil, autoři vysvětlují následovně. Za tuto reakci nemusí být nutně zodpovědná zvýšená neofobie. Může se spíše jednat o generalizaci předchozí zkušenosti, které povede k tomu, že nový předmět nebude dostatečně lákavý ani odstrašující a doba, za kterou se jedinec k němu přiblíží, se prodlouží.

Heinrich (1995) zjistil, že jednotlivé vlastnosti nových předmětů mohou vyvolávat různě vysokou míru neofilie. Mladí krkavci (*Corvus corax*) byli neofilnější vůči malým a oblým předmětům, zatímco dlouhým, tenkým, úzkým a chlupatým předmětům se vyhýbali déle a zkoumají je opatrněji. Greenberg (1983) u lesňáčků rodu *Dendroica* zjistil, že jsou neofobičtější vůči velkým, výrazně zbarveným předmětům a také vůči většímu počtu předmětů

nahromaděných na jednom místě než při setkání se s malým, samotným a nevýrazně zbarveným předmětem.

Lze tedy konstatovat, že jednotlivé vlastnosti nových předmětů mají variabilní vliv na míru neofobie/neofilie. Podle toho, jaké výhody/riziko jednotlivé nové předměty pro testovaného jedince představují, může neofobie/neofilie stoupat nebo klesat.

6.1.2. Nové prostředí

Greenberg (1984) pokusy s lesňáčky žlutotemennými (*Dendroica pensylvanica*) prokázal, že ptáci se v nových mikrohabittech chovali neofobičtěji (trvalo jim mnohem déle, než v těchto prostředích začali konzumovat nabídnutou potravu) a výrazně preferovali konzumovat potravu v habitatech, které nejvíce připomínali rodný habitat. Předpokládá, že postupný nárůst v míře neofobie v průběhu ontogeneze je u lesňáčků zodpovědný za preferenční konzumování potravy v mikrohabittech nejvíce podobných těm, se kterými se setkali jako mláďata.

Jones (1986) prokázal, že zkušenost kuřat (*Gallus domesticus*) s komplexnějším „obohaceným“ prostředím (do klece byli ptákům umístěny různé nové předměty nijak nesouvisející s potravou) měla pozitivní vliv na snížení potravní neofobie. Ptáci novou potravu po této zkušenosti konzumovali rychleji.

Meehan & Mench (2002) v pokusech s mladými amazoňany oranžovokřídlymi (*Amazona amazonica*) opět prokázali, že chov ptáků v obohaceném prostředí u nich následně snižuje míru neofobie vůči novým předmětům a navíc také vůči neznámým experimentátorům, kteří s nimi manipulují.

Tyto pokusy tedy ukazují, že nové prostředí ovlivňuje neofobii v souvislosti s tím, jaké vlastnosti mělo prostředí, ve kterém se ptáci nacházeli před samotným testováním. Není jasné, jak komplexní bylo rodné prostředí lesňáčků z Greenbergovy (1984) studie, každopádně zkušenost, kterou v něm získali, ovlivnila míru neofobie v jiném novém prostředí pozitivně. Kuřata a amazoňani byli díky předchozí zkušenosti v komplexnějším prostředí v testování reakcí na další nové podněty méně neofobičtí.

6.1.3. Nová potrava

Ptáci mohou neofobii vůči nové potravě projevovat v souvislosti s jejími rozličnými vlastnostmi. Mezi tyto vlastnosti nové potravy ovlivňující výslednou reakci testovaného jedince mohou patřit: barva nové potravy, chuť, vůně (pach), velikost, přičemž mohou působit samostatně, anebo výslednou reakci jedince společně zesilovat (Exnerová et al., 2003; Svádová et al., 2009).

Zdá se, že nová barva potravy má na neofobii největší vliv (Gillette et al., 1980 ex. Marples et al., 1994). Nejlépe to dokládají pokusy zkoumající reakce ptačích predátorů na aposematicky zbarvenou kořist (Schuller & Hesse, 1984; Lindström et al., 1999; Gamberale-Stille & Tullberg, 2001; Ham et al., 2006). Jednotliví autoři v nich prokázali, že ptáci jsou výrazně neofobičtější vůči aposematické než kryptické kořisti.

Pokusy na zebříčkách *Taeniopygia guttata* (Kelly & Marples, 2004) a kuřatech *Gallus domesticus* (Marples & Roper, 1996) prokázaly, že pach posiluje vliv nově zbarvené potravy na neofobii. Barva a pach nové potravy společně neofobii zvyšují výrazněji, než každá tato vlastnost potravy samostatně (pach pravděpodobně bez spojení s novou barvou na neofobii vliv nemá). Marples et al. (1994) ukázali, že silná neofobie u křepelky japonské *Coturnix japonicus* vůči slunéčkům sedmítečným *Coccinella septempunctata*, byla podnícena společně zápachem, chutí a barvou této kořisti.

Marples (1993) zkoumáním více druhů volně žijících ptáků (např. *Fringilla coelebs*, *Passer domesticus*, *Turdus merula*, *Sturnus vulgaris*, *Erithacus rubecula*) zjistila, že ptáci se mohou nové potravě vyhýbat také kvůli její velikosti. Ta může sloužit jako znak označující škodlivou potravu. Míra neofobie v tomto případě závisí na poměru velikosti těla predátora vůči velikosti potenciální kořisti (Martin & Fitzgerald, 2005). Čím menší jedinec je, tím větší riziko pro něj představuje konzumace neznámé, potenciálně škodlivé potravy (Exnerová et al., 2007).

6.2. Reakce na novou potravu a nové prostředí v souvislosti s personalitou jedince

Předpokládá se, že neofobie koreluje s personalitou testovaného jedince, ale její míra může být variabilní v závislosti na různém kontextu.

VanOers et al. (2005) zkoumali, jak rychle najdou sýkory koňadry (*Parus major*) rozdílných typů personalit potravu v novém prostředí. „Fast“ jedinci byli méně neofobičtí v reakcích v novém prostředí, začali je zkoumat dříveji a našli v něm nabízenou známou potravu rychleji než „Slow“ jedinci. Experimentátoři dále testovali, jestli a jak ovlivní přítomnost jiného jedince chování testovaných jedinců různých typů personalit v situaci, kdy byli vyrušeni při krmení. Kromě rozdílů v chování jedinců jednotlivých typů personalit, objevili také rozdíly mezi pohlavími testovaných jedinců a to zejména v situaci, kdy byl přítomný jiný jedinec. V situaci, kdy nebyl přítomný jiný jedinec, se po vyrušení vždy vrátili na krmítko později „Slow“ jedinci (bez ohledu na pohlaví). Když byl přítomný jiný jedinec (bez ohledu na jeho typ personality), ke krmítku s potravou se vrátili rychleji samci než samice (přičemž „Slow“ samci se vrátili rychleji než „Fast“- těm trvá déle změnit své původní navýky). Samice obou typů personalit byly za přítomnosti jiného jedince značně neofobičtější než když přítomný nebyl. Za výraznější neofobii v této situaci u nich pravděpodobně může skutečnost, že pozorovaný jedinec byl vždy samec,

který je obecně u sýkor dominantnější a agresivnější a samice se proto více bály přiblížit. S přiblížením se k potravě mohou samice váhat až do chvíle, než se potenciální riziko plynoucí se střetu s agresivním samcem vytratí.

6.3. Reakce na novou potravu a nové prostředí v souvislosti se sociálním postavením jedince

V rámci sociální skupiny mohou často dominantní jedinci ovlivňovat potravní možnosti ostatních jedinců, hlavně omezováním přístupu k preferovaným zdrojům potravy. Z toho vyplývá, že pro podřízené jedince by mohla snížená neofobie představovat velký přínos v situaci, kdy jsou nuceni vyhledávat alternativní zdroje potravy. Sociální kontext tedy ovlivňuje neofobii jednotlivců na základě jejich postavení ve skupině. Proto lze také předpokládat, že když budeme podřízené jedince testovat samostatně, nemusí nutně projevovat stejně sníženou neofobii (resp. zvýšenou neofilii) nežli ve skupině.

Boogert et al. (2006) testováním samostatných jedinců špačků obecných (*Sturnus vulgaris*), kteří běžně žijí ve skupinách, tuto predikci potvrdili. Nejprve sledovali skupinu testovaných špačků při ustavování hierarchie v rámci skupiny a určili na základě jejich chování postavení jednotlivých členů. Ty posléze testovali o samotě stejně jako Greenberg (1983) s novým předmětem v blízkosti misky se známou potravou a dále v novém prostředí. V obou případech byli o samotě testovaní podřízení jedinci podstatně neofobičtější. Experimentátoři potvrdili předpoklad, že sociální postavení jedince nemá vliv na neofobii, když je testován mimo skupinu.

6.4. Konzistence reakcí na různé typy nových podnětů

Několika pokusy s migrujícími a rezidentními druhy pěnic (*Sylvia sp.*) Mettke-Hofmann et al. (2004; 2005a; 2006; 2007b; 2009) prokázali, že reakce na nové podněty není konzistentní a liší se u jednotlivých druhů v různých kontextech (viz kapitolu o mezidruhové aktivitě). Rezidenti jsou vůči novému předmětu méně neofobičtí než migranti, ale více neofobičtí v novém prostředí.

V již zmíněném experimentu Martin & Fitzgerald (2005) zjistili, že rezidenti jsou sice značně neofobičtí vůči nové potravě, neofobie vůči novému předmětu u nich tak výrazná není. Jedinci z migrující populace byli relativně málo neofobičtí vůči oběma typům nových podnětů.

Výsledky pokusů Verbeek et al. (1994) (již popsán v kapitole o vnitrodruhové variabilitě) prokázali, že reakce testovaných jedinců různých typů personalit vůči novému předmětu a novému prostředí byly konzistentní.

Na základě většiny výše zmíněných pokusů lze konstatovat, že neofobie/neofilie se liší v závislosti na typu nového podnětu a okolnostech, ve kterých se s novým podnětem jedinec setká (jestli má nějakou předchozí zkušenost – život v komplexním vs. jednoduchém prostředí) nebo jaký je jeho způsob života (migranti vs. rezidenti). V souvislosti s neofobií jedinců jednotlivých typů personalit to však vypadá, že reakce jednotlivých jedinců jsou konzistentní pro širší škálu testovacích podmínek.

7. Neofobie a potravní konzervatismus

Narazí-li jedinec na neznámý typ potravy, musí se rozhodnout jak se zachovat. Potravu může sníst a riskovat, že se otráví, nebo jí popřípadě odmítnout a tím se připravit o potenciálně hodnotný zdroj potravy. Ptáci obvykle na takovou situaci reagují tzv. „potravní opatrností“ (dietary wariness). Většina projevuje dočasnou neochotu přiblížit se nové potravě (potravní neofobie). Mnoho jedinců navíc vykazuje dlouhotrvající neochotu novou potravu konzumovat (potravní konzervatismus). Tato neochota přetrvává, i když jedinec potravu důkladně zkoumá a manipuluje s ní, nebo má možnost pozorovat jiné jedince, jak ji sami konzumují (Marples et al., 2007). Z toho vyplývá, že potravní konzervatismus pravděpodobně představuje jiný typ učícího procesu než neofobie. Navíc se zdá, že tyto procesy se zásadně liší (Marples & Kelly, 1999; Kelly & Marples, 2004), a to délkou trvání jednotlivých reakcí; jak rychle a lehce lze projev té které reakce potlačit resp. úplně odstranit; jak složitý je celkový projev reakce (Marples & Kelly, 1999). Dále někteří autoři (Kelly & Marples, 2004) tvrdí, že odlišnost neofobie a potravního konzervatismu spočívá v tom, že neofobie představuje obecnější typ reakce. Projevuje se totiž i v kontaktu s novým předmětem či prostředím nijak nesouvisejícím s potravou. Oproti tomu je potravní konzervatismus s potravou striktně spojený (Kelly & Marples, 2004).

7.1. Testování neofobie a potravního konzervatismu

Dlouhodobé odmítání nové potravy u jedince souvisí (stejně jako neofobie) s nějakou její konkrétní vlastností. Dosud bylo nejvíce pozornosti věnováno zkoumání vlivu barvy nové potravy na ochotu jedince zahrnout ji do svého běžného jídelníčku (Marples et al., 1998). Barva potenciální potravy či kořisti se jeví jako nejdůležitější faktor ovlivňující rozhodování jedince (její efekt můžou dále zesílit další vlastnosti potravy, jako např. pach či velikost) (Marples & Roper, 1996; Rowe & Guilford, 1996; Forsman & Merilaita, 1999; Kelly & Marples, 2004). Pokusy s různě zbarvenými formami jednoho druhu kořisti mohou objasnit roli neofobie a potravního konzervatismu predátorů v evoluci aposematického zbarvení (Marples et al., 1998). Vliv neofobie a potravního konzervatismu na přežití aposematicky zbarvené hmyzí kořisti byl

dosud nejvíce zkoumán v laboratoři na domácích kuřatech (*Gallus domesticus*) (Marples & Roper, 1996). Existuje však několik důvodů naznačujících, že tyto pokusy nepředstavují hodnověrný model, jak to funguje v přirozených podmínkách. Kur domácí je chovný druh, který musí rychle nabývat na hmotnosti (Kelly & Marples, 2004) a projevuje tak relativně nízkou vybíravost ve volbě potravy (Marples et al., 1998). Je možné, že snížená vybíravost a vyhýbání se nové potravě byly změněny nebo odstraněny cílenou selekcí linií kuřat rychle nabývajících na hmotnosti (Marples & Kelly, 1999). Dále mohou být kuřata ochotnější zkoumat novou potravu, když známá není k dispozici nebo když u nich uniformní potrava už nevyvolává dostatečný zájem (Marples et al., 1998).

Ve volné přírodě může být ochota zkoumat novou potravu spojena s fyziologickou kondicí zvířete. Pták nebude příliš ochoten riskovat onemocnění či dokonce smrt, které mohou následovat po zkonsumování nové neznámé potravy, když jeho zdravotní stav není dobrý. Naopak zvýšenou ochotu konzumovat novou potravu může projevit, pokud nemá k dispozici žádnou jinou a hladoví. Kvůli výše zmíněným důvodům je nutné laboratorní výsledky ověřit pomocí experimentů v terénu (Marples et al., 1998).

V řadě experimentů provedených ve volné přírodě, většina ptáků značně váhala, jestli začít konzumovat novou potravu. Marples et al. (1998) testovali potravní chování kosů (*Turdus merula*) a červenek (*Erithacus rubecula*) v jejich přirozených teritoriích. Ptákům byla nejdříve poskytována potrava pouze jedné barvy (každý pár dostával 4 kousky krmiva). Poté byla část potravy obměněna (ptáci dostali 2 kousky známého a 2 kousky nově zbarveného krmiva). Testování probíhalo od prosince do července, přičemž krmivo bylo k dispozici každý den. Kosové i červenky se individuálně velmi lišili. Někteří jedinci byli ochotni zařadit novou potravu do svého jídelníčku brzo po prvním setkání se s ní (nejrychlejší jedinci jí začali pravidelně konzumovat již po 3 dnech testování), zatímco jiní se jí vyhýbali velmi dlouhou dobu (nejdéle až 3 měsíce) (Marples et al., 1998). Je důležité podotknout, že při těchto pokusech bylo ptákům na krmítku poskytnuto pouze omezené množství potravy. Jedinci, kteří odmítali konzumovat novou potravu i poté, co byla všechna známá zkonsumována, byli v značné nevýhodě oproti těm jedincům, kteří mezi různými barvami potravy nerozlišovali a konzumovali všechnu bez rozdílu (příjem potravy „odmítavých“ jedinců byl tedy poloviční). Navíc se předpokládá, že v okolí nebyl dostatek jiné přirozené potravy. To znamená, že jedinec se rozhodl odmítnout novou potravu i s tím rizikem, že bude trpět hladem a nedostatkem jídla (Marples & Kelly, 1999).

I tady je však nutno zmínit, že tyto výsledky nemusí úplně odpovídat výsledkům testů provedených v laboratoři. Ptáci ve volné přírodě totiž mají možnost pozorovat krmítko s potravou neurčitě dlouhou dobu do chvíle, než se rozhodnou přiblížit a začít nabízenou potravu konzumovat. Každopádně volně žijící ptáci, a do jisté míry i ptáci zkoumání v laboratoři

(zebřičky a křepelky), odmítali konzumovat novou potravu příliš dlouho na to, abychom to mohli popsat pouze jako strach z „novosti“ potravy (čili jako neofobii) (Marples & Kelly, 1999). Přitom s určitostí můžeme říct, že důvodem vyhýbání se nové potravě není fakt, že ji ptáci neumí rozeznat a identifikovat jako potravu. Nová potrava se totiž liší pouze jiným zbarvením, ostatní vlastnosti jsou stejné, jako má potrava, kterou dobře znají (Marples & Kelly, 1999).

7.2. Deaktivace neofobie

Zdá se, že neofobie není důvodem pro dlouhodobé odmítání nové potravy (Marples et al., 2007). Tuto domněnku potvrzuje fakt, že neofobii lze lehce deaktivovat (Marples & Kelly, 1999). Dokazují to pokusy zejména na kuru domácím *Gallus domesticus*. Jones (1986) testoval kuřata, která krmil směsí červené, žluté a zelené potravy. Ta poté při vlastním pokusu vykazovala (oproti ptákům bez zkušenosti s různobarevnou potravou) menší averzi vůči nově zbarvené potravě (Jones, 1986). Další projev deaktivace neofobie sledovala Schlenoff (1984). Nejdříve krmila sojky chocholaté *Cyanocitta cristata* červenou nebo modrou potravou. Poté co si ptáci na tyto barvy navykli, jim předložila žlutě zbarvenou potravu, která byla buď jedlá, nebo nepoživatelná. Všem ptákům pak opět nabídla novou potravu (pro ptáky trénované s červenou byla nová modrá, pro trénované s modrou, červená). Ptáci, kteří měli předchozí zkušenost s nepoživatelnou žlutě zbarvenou potravou, vykazovali značné váhání a neochotu přiblížit se k nové potravě. Ti, kteří dostali žlutou jedlou potravu, se k nové bez váhání přiblížili a konzumovali ji (Schlenoff, 1984). Marples et al. (2007) také testovali domácí kuřata tak, že jim nabízeli potravu různých barev. Nezáleželo na tom, s kolika barvami nové potravy přišli jedinci do kontaktu, pokaždé tato zkušenost napomohla v následném testování snížit potravní neofobii.

Není to však jen samotný kontakt s novou potravou, ale také délka tohoto kontaktu, které společně určují konečnou reakci jedince. V dalším pokusu s kuřaty Marples et al. (2007) prokázali, že k efektivní deaktivaci averze vůči nové potravě bylo nutné minimálně 40 minut v její přítomnosti.

Marples et al. (2007) dále ukázali, že záleží i na okolnostech kontaktu s novou potravou. Jestliže kuřata novou potravu pouze sledovala a nemohla se k ní přiblížit (mezi nimi a potravou byla bariéra z pletiva), nebo sledovala jiná kuřata, jak novou potravu konzumují, ale sama k ní přístup neměla, nebylo možné averzi vůči nové potravě deaktivovat. Z čehož vyplývá, že pro deaktivaci averze vůči nové potravě je potřebná přímá zkušenost s konzumací nové potravy.

7.3. Reaktivace neofobie a potravního konzervatismu

Poslední otázkou, kterou chtěli Marples et al. (2007) zodpovědět bylo, jestli je averzi vůči nové potravě možné opět navodit. Kuřata byla nejdříve 2h v kontaktu s jedlou červenou

potravou. Poté dostala červenou nechutnou potravu. Při testování s novou modrou potravou pak vykazovala značnou averzi vůči nové potravě a ani jedno z kuřat modrou potravu nezkonzumovalo. Reagovala tak i navzdory tomu, že ve všech předchozích pokusech se naučila, že červená potrava je jedlá. Stačila tedy pouze jediná zkušenost s červenou škodlivou potravou, aby pak kuřata odmítala jakoukoliv nově zbarvenou potravu. Je nutno dále poznamenat, že i některá kuřata, která dostala pouze červenou jedlou potravu, odmítala novou modrou konzumovat. Viditelně, značná část populace může být velmi odolná vůči deaktivaci potravního konzervatismu. Zároveň ochota volně žijících ptáků konzumovat novou potravu může být výrazně snížena poté, co přišli do kontaktu s novou škodlivou potravou (Marples et al., 2007).

7.4. Genetický podklad pro reakce potravního konzervatismu a individuální variabilita

Výsledky pokusů Marples et al. (1998) ve volné přírodě s červenkami a kosy ukázali, že existuje vysoká míra variability v reakcích jednotlivců na novou barvu potravy. Tento rozdíl v reakci na nově zbarvenou potravu byl značný i mezi jedinci vyskytujícími se na stejném území a majícími pravděpodobně podobnou potravní zkušenost. Také u krahujce *Accipiter nisus* byla prokázána značná individuální variabilita v reakci na různě zbarvenou kořist (Götmark & Olsson, 1997). Zdá se, že potravní konzervatismus představuje všeobecný fenomén platný u většiny volně žijících ptáků (Marples et al., 1998).

Pokusy na křepelkách (*Coturnix coturnix japonicus*) dále prokázaly, že existuje genetický podklad pro reakce na novou potravu určující konkrétní potravní strategii jedince (Marples & Brakefield, 1995). Experimentátoři vyšlechtili dvě skupiny křepelky, které se lišily v rychlosti, s jakou byli jedinci ochotni přiblížit se k nové potravě a následně ji zařadit do svého běžného jídelníčku. Jedna skupina neváhala novou potravu konzumovat ihned (fast), druhá potřebovala minimálně 10 setkání s novou potravou, aby ji začala konzumovat a následně ji zahrnula do svého běžného jídelníčku (slow). Výsledky pokusů ukázali, že tento trend se zachovává i v následujících generacích obou skupin jedinců (Marples & Brakefield, 1995).

7.5. Vlivy a uplatnění potravního konzervatismu

7.5.1. Evoluce aposematického zbarvení

Potravní konzervatismus u volně žijících ptáků, vyskytující se byť i v malé míře, má významný vliv na evoluci aposematického zbarvení (Marples et al., 1998). Původně se předpokládalo, že výskyt nově zbarvené morfy kořisti způsobí její zvýšenou predaci. Pravděpodobně to však úplně neplatí (Thomas et al., 2003; Marples et al., 2005). Jestliže se nová morfa objeví v teritoriu predátora s vysokou mírou potravního konzervatismu, její nové zbarvení jí může posloužit jako obrana snižující predací riziko (Marples et al., 1998). Tento předpoklad

potvrzují pokusy na dospělých červenkách (*Erithacus rubecula*). Výrazná většina dospělých ptáků projevovala pravidelnou a opakovanou averzi vůči nově zbarvené kořisti a konzumovala pouze známou potravu.

Experimenty na volně žijících ptácích ukazují, že potravní konzervatismus může být podmíněn averzí vůči různým barvám (Marples et al., 1998; Thomas et al., 2003). V pokusu Marples et al. (1998) s červenkami se ukázalo, že i zelená nebo modrá barva, které nejsou běžně spojované s aposematickou signalizací, ovlivňují averzi vůči takto zbarvené kořisti. Je málo pravděpodobné, že potravní konzervatismus představuje specifickou adaptaci pro vyhýbání se pouze aposematically zbarvené kořisti. Spíše se zdá, že potravní konzervatismus představuje elementární ptačí odpověď na jakoukoliv novou potravu (Thomas et al., 2003; Marples et al., 2005).

Thomas et al. (2003) svým experimentem s červenkami obecnými (*Erithacus rubecula*) a umělou kořistí (kousky různě obarveného krmiva) simulovali evoluční scénář vzniku aposematically zbarvené kořisti. V průběhu experimentu postupně nabízeli ptákům krmivo různých barev a sledovali, konzumaci kterého krmiva budou ptáci preferovat a kterému se vyhýbat. Zjistili, že dospělé červenky se pravidelně a dlouhodobě vyhýbaly nově zbarvenému krmivu a preferovali krmivo známé barvy. Potvrdili tedy předpoklad, že potravní konzervatismus má vliv na vznik resp. udržení aposematically zbarvené kořisti v již existující populaci. Autoři navíc předpokládají, že pokud bude vznik nově zbarvené formy kořisti následovaný vznikem její toxicity, přispěje to k posílení vlivu potravního konzervatismu na následné rozšíření škodlivých aposematically zbarvených forem hmyzí kořisti.

Potravní konzervatismus má pravděpodobně také vliv na udržení dynamické rovnováhy mezi populací aposematically zbarvené a kryptické kořisti (Lee et al., 2009). Jestli se v již existující aposematické populaci objeví nově zbarvená forma, je chráněna proti predaci, právě z toho důvodu, že je nová a odlišná od běžné potravy predátora (Thomas et al., 2003). Tento efekt však přetrvá pouze do okamžiku, dokud se predátor nenaučí rozeznávat jí jako vhodnou pro konzumaci. Poté potravní konzervatismus vymizí a aposematická kořist bude naopak atakovaná rychleji kvůli své nápadnosti (Marples & Kelly, 1999; Lee et al., 2009). Znamená to, že potravní konzervatismus pravděpodobně nepovede k vysokému stupni polymorfismu v daném druhu hmyzí kořisti (Marples & Kelly, 1999).

Dále je důležité poznamenat, že existují značné rozdíly v míře konzervatismu na mezidruhové i individuální úrovni ptačích predátorů. Tato skutečnost může také značně ovlivnit evoluci výstražného zbarvení kořisti (Marples & Kelly, 1999).

7.5.2 Ochrana přírody

Porozumění změnám v potravní strategii je důležité pro ochranu přírody, protože změny klimatu nebo zemědělského procesu spojené s lidskou aktivitou, často ovlivňují dostupnost potravy a geografické rozšíření velkého množství ptačích druhů (Marples et al., 2007). Chov některých ohrožených ptačích druhů v zajetí a následná reintrodukce zpět do volné přírody zahrnují složitý přípravný proces. Vzhledem k potravní strategii je velmi důležité zajistit, aby byli jedinci vystaveni široké paletě potenciální potravy (jak jedlé tak škodlivé). Aktivují se tím přirozená hladina neofobie a potravního konzervatismu (Marples & Kelly, 1999).

7.5.3. Chov drůbeže

Poznatky o potravním konzervatismu je možné využít také u komerčního chovu kuřat a drůbeže (Marples & Kelly, 1999). V průběhu vývoje těchto jedinců se potrava, kterou jsou krmeni, musí postupně měnit podle nároků na jejich růst. S každou další změnou byly pozorovány výrazné změny a často i pokles v hmotnosti (Marples et al., 2007). To je v pro komerční chov drůbeže samozřejmě nežádoucí. Díky poznatkům, že potravní konzervatismus lze u kuřat deaktivovat, můžeme tento problém odstranit. Budeme-li kuřata a ostatní drůbež od vylíhnutí krmit vícebarevnou potravou, můžeme omezit či úplně odstranit averzi vůči nové potravě a neochotu tuto potravu konzumovat (Marples et al., 2007).

7.6. Komplexita potravního konzervatismu

V pokusech s kosy a červenkami (Marples et al., 1998) bylo prokázáno, že zařazení nové potravy do běžného jídelníčku představuje komplexní proces, který zahrnuje několik fází. Nejdřív musí ptáci překonat neofobii vůči novému předmětu a naučit se navštěvovat krmítko, kde je jim poskytnuta potrava. Na začátku se sice přiblíží, získanou potravu však konzumují mimo krmítko, někde na bezpečném místě. Až po určité době si na nové krmítko navyknou úplně a bez problémů se krmí přímo v něm. Poté, co se ptáci naučí navštěvovat krmítko, přidá se jim k známé potravě nová. Bylo pozorováno, že jedinci značně preferují tu známou a nově se vyhýbají. Až po nějakém čase začnou pravidelně konzumovat i novou potravu a přestanou jí odlišovat od známé. Tato reakce představuje fázi posuzování, během které sice jedinec už novou potravu částečně konzumuje, ale pořád je pro něj méně atraktivní než ta známá. Následuje fáze přijetí, kdy jedinec už nijak novou a známou potravu nerozlišuje a konzumuje je zcela náhodně (Marples & Kelly, 1999).

Potravní konzervatismus lze na základě těchto pozorování popsat jako postupný proces sestávající z několika jednotlivých fází: 1) pouze vizuální zkoumání, 2) příležitostní prozkoumání nebo konzumace, ale pouze pokud není přítomna známá potrava, 3) pravidelná

konzumace jako poslední potraviny v pořadí z nabídky, 4) pravidelná konzumace bez rozlišování mezi známou a novou potravou (Marples & Kelly, 1999).

7.7. Jak odlišit neofobii a potravní konzervatismus

Otázka jak odlišit neofobii a potravní konzervatismus zůstává pořád nezodpovězena. Dosavadní výsledky nabízejí dva otevřené závěry: a) buď je neofobie mnohem komplexnější proces než se dosud předpokládalo nebo b) za dlouhodobé odmítání nové potraviny je odpovědný potravní konzervatismus (Marples & Kelly, 1999). Jak už bylo zmíněno, výsledky laboratorních pokusů a výsledky pokusů ve volné přírodě se mohou lišit v několika ohledech. Pravděpodobně nejvíc matoucí okolností je, že pouze kuřata v testech prokazovala krátkodobé vyhýbání se a odmítání nové potraviny. Oproti tomu se většina testovaných ptačích druhů nové potravě vyhýbala dlouhodobě (Marples & Kelly, 1999). V případě kuřat může být tato krátkodobá vyhýbavost výsledkem intenzivního křížení pro hospodářské účely. Proto se předpokládá, že tento problém by bylo možné vyřešit prozkoumáním chování rodičovského druhu kura domácího *Gallus gallus* ve volné přírodě i v laboratoři (Marples & Kelly, 1999).

8. Závěr

Existuje několik přístupů jak lze neofobii a neofilii experimentálně studovat. Reakce ptáků na nové podněty lze zkoumat testováním volně žijících jedinců v přírodě nebo po odchytu v laboratoři. V ní lze testovat také domácí a ručně odchované ptáky.

Neofobii a neofilii lze testovat použitím široké škály nových podnětů. Od nové potraviny, přes různé nové předměty až po nové prostředí. Při testování neofobie se sleduje zejména doba, za kterou jsou testovaní jedinci ochotni přiblížit se k nové potravě nebo ke známé v přítomnosti nového předmětu a začít jí konzumovat. Testování neofobie většinou probíhá s novým předmětem bez přítomnosti potraviny a měří se doba, za kterou se jedinec přiblíží a začne jím manipulovat. Kromě těchto parametrů se někdy sledují i jiné (např. délka trvání kontaktu s předmětem, frekvence kontaktu s ním aj.).

Mezi jednotlivými ptačími druhy existuje značná míra variability v reakcích na nové podněty. Souvisí se např. s potravní strategií jednotlivých druhů, se způsobem života (migranti vs. rezidenti), s chováním druhů v konkrétních habitatech, které obývají.

Variabilita v reakcích na nové podněty existuje také mezi jedinci v rámci jednotlivých ptačích druhů. Za tuto variabilitu mohou být zodpovědné vlastnosti jedince, jako např. pohlaví, věk či personalita. Určitou roli v ní může hrát i přítomnost jiných jedinců.

Neofobie a neofilie mohou být také závislé na kontextu, ve kterém jsou testované. Ptáci mohou jinak reagovat na novou potravu, jinak na nový předmět a jinak na nové prostředí. Tyto

reakce jsou opět velmi variabilní, nejspíše v závislosti na dalších faktorech. Mezi ně patří hlavně personalita (která pravděpodobně určuje konzistentní reakce jedince na různé nové podněty), nebo také životní styl (migranti a rezidentni reagují jinak na nové prostředí a jinak na nový předmět přítomný ve známém prostředí).

Zatímco neofobie může být důvodem pro prvotní vyhýbání se nové potravě, za její dlouhodobé odmítání a neochotu zařadit jí do běžného jídelníčku je pravděpodobně zodpovědný potravní konzervatismus. Tento proces je u ptáků velmi variabilní. Poznatky o jeho uplatnění v životě ptáku lze využít v souvislosti se zkoumáním evoluce aposemického zbarvení potenciální ptačí kořisti, v hospodářském chovu drůbeže nebo při výchově ohrožených ptačích druhů s cílem navrátit je do volné přírody.

Tato práce ve stručnosti popisuje metody studia reakcí ptáků na nové podněty a shrnuje dosavadní poznatky o neofobii, neofilii a potravním konzervatismu.

9. Použitá literatura

* sekundární citace

Barrows, E. M. 2001. Animal Behavior Desk Reference, A dictionary of Animal Behavior, Ecology and Evolution. p. 922: cRc Press.

***Benus, R.F., Bohus, B., Koolhaas, J.M., van Oortmerssen, G.A.** 1991. Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia*, 47, 1008–10019.

Boogert, N. J., Reader, S. M. & Laland, K. N. 2006. The relation between social rank, neophobia and individual learning in starlings. *Animal Behaviour*, 72, 1229-1239.

Cadieu, N. & Cadieu, J. C. 2002. Is use of a novel food source by young canaries (*Serinus canarius*) influenced by the sex and familiarity of the adult demonstrator? *Behaviour*, 139, 825-846.

Coleman, S. L. & Mellgren, R. L. 1994. Neophobia when feeding alone or in flocks in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 48, 903-907.

Dall, S. R. X., Houston, A. I. & McNamara, J. M. 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7, 734-739.

Dally, J. M., Clayton, N. S. & Emery, N. J. 2008. Social influences on foraging by rooks (*Corvus frugilegus*). *Behaviour*, 145, 1101-1124.

***Drent, P. J. & Marchetti, C.** 1999. Individuality, exploration and foraging in hand raised juvenile Great tits. *Proc. 22nd Intern. Ornith. Cong.*, 896-914. Durban: University Natal.

Drent, P. J., Oers, K. v. & Noordwijk, A. J. v. 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270, 45-51.

Echeverria, A. I. & Vassallo, A. I. 2008. Novelty responses in a bird assemblage inhabiting an urban area. *Ethology*, 114, 616-624.

Exnerova, A., Landova, E., Stys, P., Fuchs, R., Prokopova, M. & Cehlarikova, P. 2003. Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78, 517-525.

Exnerova, A., Stys, P., Fucikova, E., Vesela, S., Svadova, K., Prokopova, M., Jarosik, V., Fuchs, R. & Landova, E. 2007. Avoidance of aposematic prey in European tits (*Paridae*): learned or innate? *Behavioral Ecology*, 18, 148-156.

Exnerova, A., Svadova, K. H., Fucikova, E., Drent, P. & Stys, P. 2010. Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277, 723-728.

Forsman, A. & Merilaita, S. 1999. Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, 13, 131-140.

Fox, R. A. & Millam, J. R. 2004. The effect of early environment on neophobia in orange-winged Amazon parrots (*Amazona amazonica*). *Applied Animal Behaviour Science*, 89, 117-129.

- Gamberale-Stille, G. & Tullberg, B. S.** 2001. Fruit or aposematic insect? Context-dependent colour preferences in domestic chicks. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268, 2525-2529.
- *Gillette, K., Martin, G.M. & Bellingham, W.P.** 1980. Differential use of food and water cues in the formation of conditioned aversions by domestic chicks *Gallus gallus*. *Am. Psychol. Ass.*, 6, 99-111.
- Gotmark, F. & Olsson, J.** 1997. Artificial colour mutation: Do red-painted great tits experience increased or decreased predation? *Animal Behaviour*, 53, 83-91.
- Greenberg, R.** 1983. The role of neophobia in determining the degree of foraging specialization in some migrant warblers. *American Naturalist*, 122, 444-453.
- Greenberg, R.** 1984. Neophobia in the foraging-site selection of a neotropical migrant bird – an experimental study. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America-Biological Sciences*, 81, 3778-3780.
- Greenberg, R.** 1990a. Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds. *Studies in Avian Biology*, 431-437.
- Greenberg, R.** 1990b. Feeding neophobia and ecological plasticity – a test of the hypothesis with captive sparrows. *Animal Behaviour*, 39, 375-379.
- Greenberg, R. & Mettke-Hofmann, C.** 2001. Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds. *Current Ornithology*, 16, 119-178.
- Gwinner, E.** 1996. Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology*, 199, 39-48.
- Ham, A. D., Ihalainen, E., Lindstrom, L. & Mappes, J.** 2006. Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 482-491.
- Heinrich, B.** 1995. Neophilia and exploration in juvenile common ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 50, 695-704.
- *Hogan, J. A.** 1965. An experimental study of conflict and fear: An analysis of behavior of young chicks towards a mealworm. I. The behavior of chicks which do not eat the worm. *Behaviour*, 25, 45-97.
- Hughes, R. N.** 1997. Intrinsic exploration in animals: motives and measurement. *Behavioural Processes*, 41, 213-226.
- Jones, R. B.** 1986. Responses of domestic chicks to novel food as a function of sex, strain and previous experience. *Behavioural Processes*, 12, 261-271.
- Kelly, D. J. & Marples, N. M.** 2004. The effects of novel odour and colour cues on food acceptance by the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 68, 1049-1054.
- Kijne, M. & Kotrschal, K.** 2002. Neophobia affects choice of food-item size in group-foraging common ravens (*Corvus corax*). *Acta ethologica*, 5, 13-18. Heidelberg: Springer Berlin.
- Lafleur, N. E., Rubega, M. A. & Elphick, C. S.** 2007. Invasive fruits, novel foods, and choice: An investigation of European starling and American Robin frugivory. *Wilson Journal of Ornithology*, 119, 429-438.
- Lee, T. J., Marples, N. M. & Speed, M. P.** 2010. Can dietary conservatism explain the primary evolution of aposematism? *Animal Behaviour*, 79, 63-74.
- Lindstrom, L., Alatalo, R. V., Lyytinen, A. & Mappes, J.** 2001. Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268, 357-361.
- Lindstrom, L., Alatalo, R. V. & Mappes, J.** 1999. Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology*, 10, 317-322.
- *Mason, W., 1979.** Ontogeny of social behavior. Handbook of Behavioral Neurobiology. *Social Behavior and Communication*, 3. Plenum Press, New York.
- Marchetti, C. & Drent, P. J.** 2000. Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, 60, 131-140.
- *Marchetti, K. & Prince, T.** 1989. Differences in foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.*, 51-70.
- Marples, N. M.** 1993. Do wild birds use size to distinguish palatable and unpalatable prey types. *Animal Behaviour*, 46, 347-354.
- Marples, N. M. & Brakefield, P. M.** 1995. Genetic variation for the rate of recruitment of novel prey into the diet of a bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 55, 17-27.
- Marples, N. M. & Kelly, D. J.** 1999. Neophobia and dietary conservatism: Two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, 13, 641-653.
- Marples, N. M., Kelly, D. J. & Thomas, R. J.** 2005. Perspective: The evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution*, 59, 933-940.
- Marples, N. M., Quinlan, M., Thomas, R. J. & Kelly, D. J.** 2007. Deactivation of dietary wariness through experience of novel food. *Behavioral Ecology*, 18, 803-810.
- Marples, N. M. & Roper, T. J.** 1996. Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks towards food and water. *Animal Behaviour*, 51, 1417-1424.
- Marples, N. M., Roper, T. J. & Harper, D. G. C.** 1998. Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. *Oikos*, 83, 161-165.

- Marples, N. M., Vanveelen, W. & Brakefield, P. M.** 1994. The relative importance of color, taste and smell in the protection of an aposematic insect *Coccinella septempunctata*. *Animal Behaviour*, 48, 967-974.
- *Marzluff, J. M. & Heinrich, B.** 1991. Foraging by common ravens in the presence and absence of territory holders – an experimental analysis of social foraging. *Animal Behaviour*, 42, 755-770.
- Mettke-Hofmann, C.** 2000. Changes in exploration from courtship to the breeding state in red-rumped parrots (*Psephotus haematonotus*). *Behavioural Processes*, 49, 139-148.
- Mettke-Hofmann, C.** 2007a. Context-specific neophilia and its consequences for innovations. *Behavioral and Brain Sciences*, 30, 419-+.
- Mettke-Hofmann, C.** 2007b. Object exploration of garden and sardinian warblers peaks in spring. *Ethology*, 113, 174-182.
- Mettke-Hofmann, C., Ebert, C., Schmidt, T., Steiger, S. & Stieb, S.** 2005a. Personality traits in resident and migratory warbler species. *Behaviour*, 142, 1357-1375.
- Mettke-Hofmann, C. & Greenberg, R.** 2005. Behavioral and cognitive adaptations to long-distance migration. In: *Birds of two worlds: The ecology and evolution of migratory birds*. Baltimore: John Hopkins Univ. Press, 114-123.
- Mettke-Hofmann, C. & Gwinner, E.** 2004. Differential assessment of environmental information in a migratory and a nonmigratory passerine. *Animal Behaviour*, 68, 1079-1086.
- Mettke-Hofmann, C., Lorentzen, S., Schlicht, E., Schneider, J. & Werner, F.** 2009. Spatial Neophilia and Spatial Neophobia in Resident and Migratory Warblers (*Sylvia*). *Ethology*, 115, 482-492.
- Mettke-Hofmann, C., Rowe, K. C., Hayden, T. J. & Canoine, V.** 2006. Effects of experience and object complexity on exploration in garden warblers (*Sylvia borin*). *Journal of Zoology*, 268, 405-413.
- Mettke-Hofmann, C., Wink, M., Winkler, H. & Leisler, B.** 2005b. Exploration of environmental changes relates to lifestyle. *Behavioral Ecology*, 16, 247-254.
- Mettke-Hofmann, C., Winkler, H. & Leisler, B.** 2002. The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology*, 108, 249-272.
- Oers, K. v., Drent, P. J., Goede, P. d. & Noordwijk, A. J. v.** 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271, 65-73.
- Oers, K. v., Klunder, M. & Drent, P. J.** 2005. Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Behavioral Ecology*, 16, 716-723.
- Reader, S. M. & Laland, K. N.** 2003. *Animal Innovation*. Oxford: Oxford University Press.
- Roper, T. J. & Cook, S. E.** 1989. Responses of chicks to brightly colored insect prey. *Behaviour*, 110, 276-293.
- Rowe, C. & Guilford, T.** 1996. Hidden colour aversions in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature*, 383, 520-522.
- Schlenhoff, D. H.** 1984. Novelty – a basis for generalization in prey selection. *Animal Behaviour*, 32, 919-921.
- Schuler, W. & Hesse, E.** 1985. On the function of warning coloration: a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16, 249-255.
- Seferta, A., Guay, P. J., Marzinotto, E. & Lefebvre, L.** 2001. Learning differences between feral pigeons and zenaida doves: The role of neophobia and human proximity. *Ethology*, 107, 281-293.
- Sherwin, C. M., Heyes, C. M. & Nicol, C. J.** 2002. Social learning influences the preferences of domestic hens for novel food. *Animal Behaviour*, 63, 933-942.
- Stowe, M., Bugnyar, T., Heinrich, B. & Kotrschal, K.** 2006. Effects of group size on approach to novel objects in ravens (*Corvus corax*). *Ethology*, 112, 1079-1088.
- Svadova, K., Exnerova, A., Stys, P., Landova, E., Valenta, J., Fucikova, A. & Socha, R.** 2009. Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Animal Behaviour*, 77, 327-336.
- Thomas, R. J., Marples, N. M., Cuthill, I. C., Takahashi, M. & Gibson, E. A.** 2003. Dietary conservatism may facilitate the initial evolution of aposematism. *Oikos*, 101, 458-466.
- *Thorpe, W. H.** 1956. Learning and Instincts in Animals. *Proc. R. Soc. Lond.* London: Methuen and Co.
- Verbeek, M. E. M., Drent, P. J. & Wiepkema, P. R.** 1994. Consistent individual differences in early exploratory behavior of male great tits. *Animal Behaviour*, 48, 1113-1121.
- Verbeek, M. E. M., De Goede, P., Drent, P. J. & Wiepkema, P. R.** 1999. Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits. *Behaviour*, 136, 23-48.
- Vince, M. A.** 1960. Developmental changes in responsiveness in the Great Tit *Parus Major*. *Behaviour*, 219-242.
- Webster, S. J. & Lefebvre, L.** 2000. Neophobia by the Lesser-Antillean Bullfinch, a foraging generalist, and the Bananaquit, a nectar specialist. *Wilson Bulletin*, 112, 424-427.
- Webster, S. J. & Lefebvre, L.** 2001. Problem solving and neophobia in a columbiform-passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behaviour*, 62, 23-32.
- Wilson, D.S.** 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Phil. Trans. R. Soc. London Ser.B: Biol. Sci.*, 353, 199-205.